Pc 1956

Tome 41 1977. Fascicule 3

REVUE DE MYCOLOGIE

Directeur Roger HEIM Membre de l' Institut

LABORATOIRE DE CRYPTOGAMIE
MUSÉUM NATIONAL D' HISTOIRE NATURELLE
12 rue Buffon, 75005 PARIS

Source : MNHN, Paris

SOMMAIRE

A. PARGUEY-LEDUC. – Les asques des Pyrénomycètes 281

P. JOLY. – La signification des «caractères» en systématique supra-spécifique : Exemple des caractères écophysiologiques en mycologie . . . 339

D. PONS & Ed. BOUREAU. – Les champignons épiphylles d'un *Frenelopsis* du Cénomanien moyen d'Anjou (France) 349

J. PERREAU. – A propos de l'appendice hilaire des basidiospores : organisation de la partie proximale sporique chez quelques Gastéromycètes 363

J. NICOT. – La systématique des Champignons Imparfaits : problèmes et perspectives 381

S. PLANK & F. WOLKINGER. – Répartition d'*Inonotus hispidus* (Bull. ex Fr.) Karst. en France et dans plusieurs régions frontalières avoisinantes 397

J.-M. YEN. – Un nouvel *Aecidium* de Nouvelles Hébrides 409

J.-M. YEN & Ch. ZAMBETTAKIS. – Un nouveau *Puccinia* du Luxembourg : *P. ilicis* Yen et Zambettakis 411

M. VIRAT. – Sur deux Hyphomycètes prédateurs de Nématodes isolés de prairie et note sur les genres *Candelabrella* et *Duddingtonia* 415

«Termites et Champignons», par G. Becker 427

Les manuscrits doivent être adressés à Madame M. F. ROQUEBERT, Laboratoire de Cryptogamie, 12 rue de Buffon, 75005 Paris.

Source : MNHN, Paris

Pr 1955

REVUE
DE
MYCOLOGIE

Directeur : Roger HEIM

TOME QUARANTE ET UN
1977

COMITÉ DE LECTURE

MM. BOIDIN J. (Lyon), CAILLEUX R. (Paris), GAMS W. (Baarn, Hollande), JOLY P. (Paris), MANGENOT F. (Nancy), MOUCHACCA J. (Paris), Mme NICOT J. (Paris), M. PEGLER D. N. (Kew, G. B.), Mme PERREAU J. (Paris), Mme ROQUEBERT M. F. (Paris), M. SUTTON B. C. (Kew, G. B.).

ADMINISTRATION : Mme LOCQUIN-LINARD M. et M. ZAMBETTAKIS Ch.

Copyright © 1977. *Revue de Mycologie*
Éditeur : A. D. A. C.

Source : MNHN, Paris

REVUE DE MYCOLOGIE

CONTENTS

(Tome 41, Fasc. 3, 1977)

A. PARGUEY-LEDUC. – Pyrenomycetous asci 281

P. JOLY. – The meaning of characters in supra-specific systematic : Eco-physiological characters in mycology 339

D. PONS & Ed. BOUREAU. – Epiphyllous fungi on *Frenelopsis*, from middle Cenomanian in Anjou (France) 349

J. PERREAU. – On the hilar appendix of the basidiospores : structure of the proximal region of spore among some Gasteromycetes 363

J. NICOT. – Imperfect Fungi systematic : problems and perspective 381

S. PLANK & F. WOLKINGER. – *Inotus hispidus* (Bull. ex Fr.) distribution in France and some border areas 397

J.-M. YEN. – A new *Aecidium* from New Hebrides 409

J.-M. YEN, Ch. ZAMBETTAKIS et F. WALIYAR. – A new *Puccinia* from Luxemburg : *P. ilicis* Yen, Zambettakis et Waliyar 411

M. VIRAT. – Two Nematodes-destroying hyphomycetes isolated from meadow. Note on *Candelabrella* and *Duddingtonia* genus 415

«Termites et Champignons», by G. Becker 427

Source : MNHN, Paris

LES ASQUES DES PYRENOMYCETES

par A. PARGUEY-LEDUC *

RÉSUMÉ. — Mise au point sur les caractéristiques fondamentales des asques des Pyrénomycètes. Analyse des différents modes de formation des asques et des ascospores; précisions sur la structure de la paroi ascale et sur l'appareil apical des asques.

INTRODUCTION

Dans cet article, consacré aux asques uniquement des Pyrénomycètes, nous nous proposons de rassembler à la fois les principales notions qui ont été acquises ces dernières années grâce aux études en microscopie électronique, mais également grâce aux observations faites en microscopie optique. Ces dernières sont essentiellement dues au Professeur CHADEFAUD, dont les travaux sur les asques, depuis plus de 40 ans, ont tant apporté à la connaissance des Pyrénomycètes, et à ses élèves dont nous avons eu le grand privilège de faire partie. Nous sommes donc particulièrement heureuse de nous associer à l'hommage qui lui est rendu en contribuant, par cet article, à la rédaction de son volume jubilaire.

L'étude précise des asques a permis d'établir deux types de classifications : la première est basée sur la nature de leur paroi (LUTTRELL, 1951), l'autre sur la structure de leur appareil apical (CHADEFAUD, depuis 1942).

1. — **Classification basée sur la nature de la paroi.** — Les asques mûrs sont typiquement entourés par une paroi (= tunique) double : une tunique externe

* Université Pierre et Marie Curie - UER 59, Laboratoire de Cryptogamie, 9 quai Saint-Bernard, 75005 Paris.

Source : MNHN, Paris

(= exoascus) mince, réfringente et peu extensible, et une tunique interne (= endoascus) au contraire épaisse, très hydrophile et d'une plasticité variable.

Ces deux tuniques peuvent être plus ou moins indépendantes l'une de l'autre, ce qui a permis à LUTTRELL (1951) de distinguer deux grands groupes chez les Eu-Ascomycètes, tous deux bien représentés chez les Pyrénomycètes :

a) les Bituniqués, chez lesquels les deux tuniques de l'asque sont indépendantes l'une de l'autre et peuvent se séparer à maturité, permettant une déhiscence par « Jack-in-box ».

b) les Unituniqués, chez lesquels ces deux tuniques demeurent au contraire intimement soudées et solidaires l'une de l'autre. Des récents travaux en microscopie électronique montrent même qu'il n'y aurait en réalité qu'une seule tunique, du moins chez quelques espèces.

2. — Classification basée sur la structure de l'appareil apical des asques. — Le sommet de l'asque contient très souvent un appareil apical plus ou moins complexe, qui a permis à CHADEFAUD de distinguer :

a) les Archaeascés, dont l'appareil apical, synthétique et primitif, contient à la fois une nasse apicale et un anneau plus ou moins net.

b) les Operculés, où l'appareil apical est remplacé par un opercule qui, en se soulevant, permet la libération des ascospores.

Ces deux types d'asques ne semblent pas exister chez les Pyrénomycètes, les premiers ayant été observés uniquement, jusqu'ici, chez les Discolichens de l'ordre des Lécanorales et chez les Discomycètes de la famille des Patellariacées, les seconds caractérisant les Discomycètes operculés.

Par contre, les asques des Pyrénomycètes se rattachent aux deux derniers types distingués par CHADEFAUD :

c) les Nassascés, dont l'appareil apical contient une nasse apicale plus ou moins distincte, généralement formée de 4 baguettes longitudinales, coiffant l'extrémité de l'épiplasme.

d) les Annellascés, dont l'appareil apical contient un anneau apical de structure et de nature chimique variables.

Enfin, certains asques dérivant de l'un ou l'autre de ces deux derniers types sont dépourvus d'appareil apical distinct, à la suite probablement d'une évolution régressive.

Dans ce travail, nous rappellerons successivement les différents modes de formation des asques chez les Pyrénomycètes, puis ceux de leurs ascospores; enfin la structure de leur paroi et de leur appareil apical.

Source : MNHN, Paris

I. LES DIFFÉRENTS MODES DE FORMATION DES ASQUES

Les asques des Pyrénomycètes sont engendrés par un appareil sporophytique qui, dérivé de l'appareil ascogonial, comprend (en principe) un appareil «pro-sporophytique», générateur de «cellules carposporales» à dicaryon, puis un appareil «asco-sporophytique», composé de filaments ascogènes dicaryotiques, produits par les cellules carposporales. Sous leur forme la plus parfaite, ces filaments sont composés d'«éléments dangeardiens» ou «dangeardies» nés les uns des autres, comme on le verra plus loin; les asques dérivent de ceux de ces éléments qui les terminent, et qui sont les «dangeardies ascogènes» (CHADEFAUD, 1943 a et 1960).

Mais du fait des modalités de l'évolution, chez de nombreuses espèces ce schéma a été modifié, de sorte qu'à côté de celles qui ont des filaments ascogènes typiques, porteurs de dangeardies ascogènes, chez d'autres les filaments ascogènes sont atypiques, ou font défaut, ou encore n'ont pas de dangeardies ascogènes pour produire leurs asques.

1. LES DANGEARDIES ASCOGENES.

Figurées pour la première fois par DANGEARD (1894), elles ont fait depuis lors l'objet de nombreux travaux, dont ceux de CHADEFAUD (1944 et 1960), qui en distingue les types suivants, tous présents chez les Pyrénomycètes, savoir :

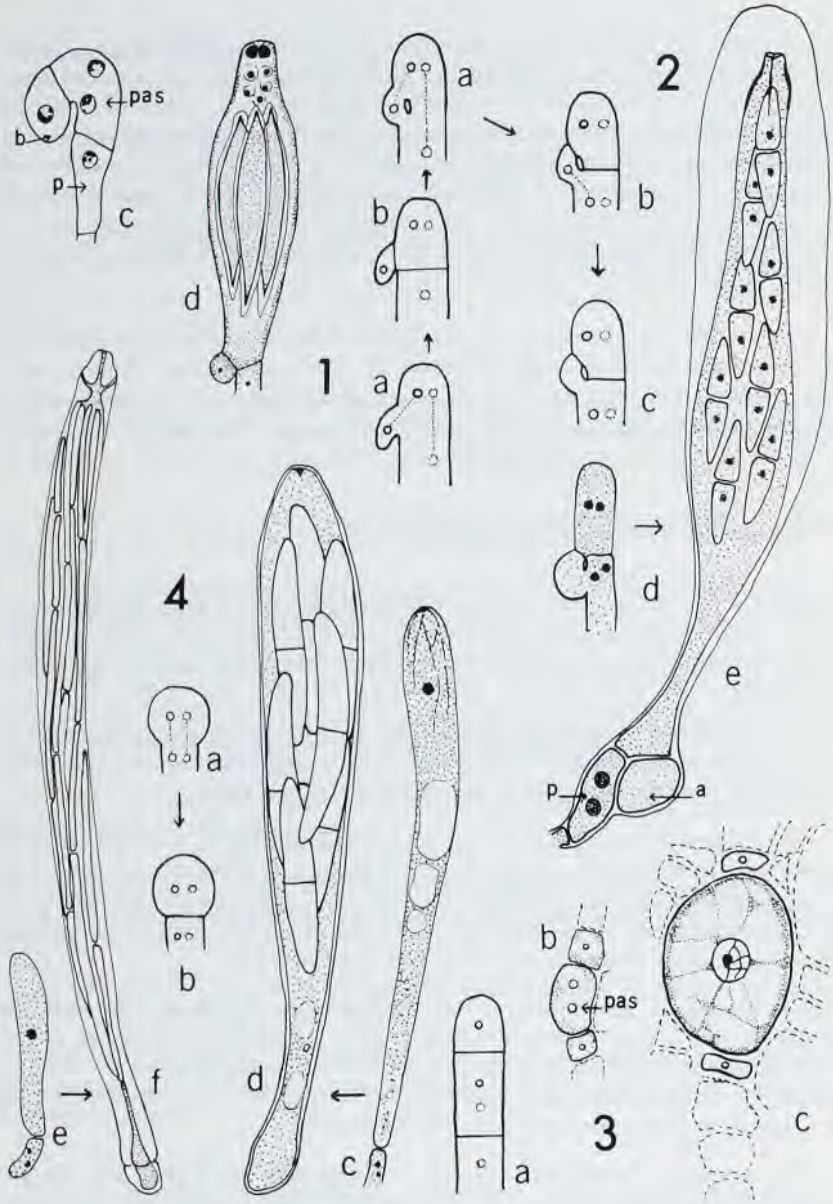
a) Dangeardies simples, produites par une cellule-mère ne contenant qu'un seul dicaryon et ne subissant qu'une seule mitose conjuguée. Suivant la position des cellules issues de cette mitose, on distingue plusieurs types :

1) la *dangeardie tricellulaire à bec* (ou en crochet) (fig. 1, a à d). C'est celle décrite par DANGEARD en 1894 chez le Discomycète *Aleuria vesiculosa*, mais on la retrouve aussi chez divers Pyrénomycètes. Après une mitose conjuguée, un cloisonnement délimite une cellule podale (ou pied) uninucléée (p), une cellule pro-ascale à dicaryon (pas) et un bec uninucléé (b).

2) *la dangeardie tricellulaire à anse latérale* (fig. 2, a à e). Elle se trouve réalisée lorsque le bec s'unit à la cellule podale, à laquelle il envoie son noyau, de manière à reconstituer un dicaryon. Le bec se transforme alors en une anse latérale (a). Comme le précédent, ce type est fréquent chez les Pyrénomycètes, où personnellement nous l'avons observé maintes fois.

3) *la dangeardie tricellulaire droite* (= dangeardie rectiligne), qui est une variante de la dangeardie à bec, est au contraire beaucoup plus rare. Elle a toutefois été figurée par MILLER (1938) chez le *Myriangium duriaei* (fig. 3, a à c); dans ce cas la cellule supérieure uninucléée, au lieu de se recourber en un bec, demeure dans le prolongement du filament asco-sporophytique générateur : tous

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Fig. 1 à 4 : Dangeardies simples

Fig. 1. — Dangeardies tricellulaires à bec (ou en crochet).

a et b : formation (schémas);

c : *Gnomonia leptostyla* (coloration à l'orcéine acétique faisant apparaître les masses chromosomiques - n = 4 - dans les noyaux); crochet dangeardien (b : bec; p : pied; pas : cellule pro-ascale);

d : *Pyxidiophora asterophora* (coloration à l'hématoxyline ferrique - éosine); asque adulte à base bifide, avec restes de la dangeardie génératrice (bec et pied). Asque unituniqué, à paroi fragile et à anneau apical chitinoïde, généralement à trois ascospores, les 5 autres noyaux sporaux dégénérant dans la partie sommitale de l'épiplasme (d'après DURAND, 1964).

Fig. 2. — Dangeardie tricellulaire à anse latérale.

a, b et c : formation (schémas);

d et e : *Microthelia fusispora* (coloration au bleu C4B); d : jeune dangeardie à anse, le pied et la cellule pro-ascale contiennent chacun un dicaryon; e : asque adulte, bituniqué et à nasse apicale, contenant des ascospores bicellulaires encore jeunes; sous la base bifide de l'asque sont encore visibles les restes de la dangeardie génératrice (anse (a) anucléée et pied (p) binucléé).

Fig. 3. — Dangeardie tricellulaire droite.

a : schéma;

b et c : *Myriangium duriaei*; b : dangeardie avec cellule pro-ascale à dicaryon; c : cellule pro-ascale (pas) transformée en un asque uninucléé (d'après MILLER, 1938).

Fig. 4. — Dangeardie bicellulaire.

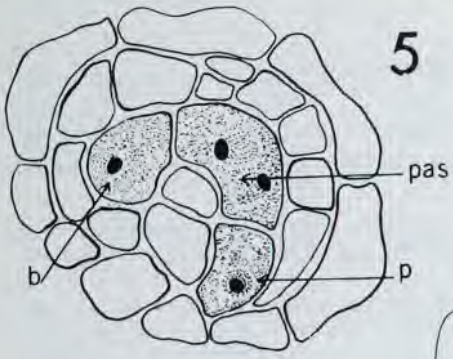
a et b : formation (schémas);

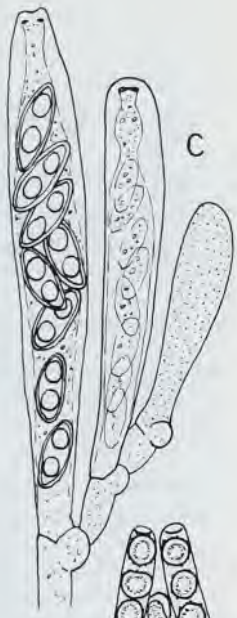
c et d : *Bertia moriformis* (coloration à l'encre Waterman bleu-noir); c : asque jeune encore uninucléé avec sa cellule podale à dicaryon; différenciation de la nasse apicale. d : asque adulte avec base simple légèrement renflée et reste de l'entonnoir d'où partait la nasse apicale (disparue lorsque les ascospores bicellulaires sont devenues adultes).

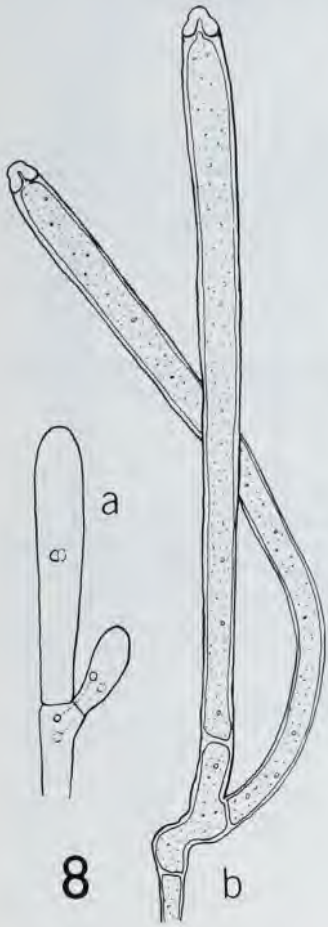
e et f : *Epichloë typhina* (coloration au bleu C4B) ; e : jeune asque uninucléé, avec cellule podale à dicaryon; f : asque adulte avec ascospores filiformes, pluricellulaires et bouchon apical non coloré.

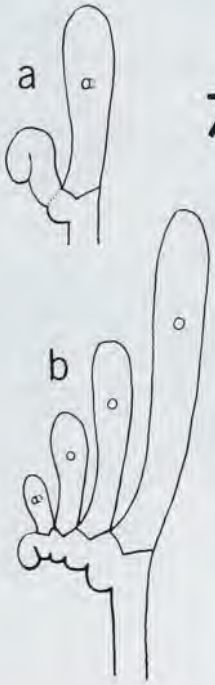
(a : anse des dangeardies; b : bec; p : pied; pas : cellule pro-ascale).

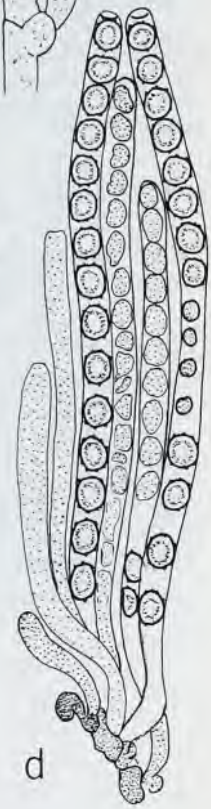
Source : MNHN, Paris











Source : MNHN, Paris

Fig. 5 à 8 : Dangeardies simples (fin)

Fig. 5. — *Phyllactinia corylea* : jeune ascosporophyte réduit à une dangeardie unique en crochet qui plus tard aurait engendré des dangeardies ascogènes (cf. fig. 14 et 15) (d'après COLSON, 1938).
b : bec; p : pied; pas : cellule pro-ascale.

Fig. 6. — Dangeardie-fille ascogène née sur le pied de la dangeardie-mère (schéma).

Fig. 7. — Dangeardies-filles ascogènes nées sur l'anse de dangeardies-mères à anse latérale.
a : une seule dangeardie-fille (schéma);
b : plusieurs dangeardies-filles (schéma);
c : *Helminthosphaeria clavariarum* (coloration à l'encre Waterman noire): cyme d'asques (à anneau apical chitinoïde);
d : *Hypocrea* sp. (coloration par le bleu C4B) : cyme d'asques.

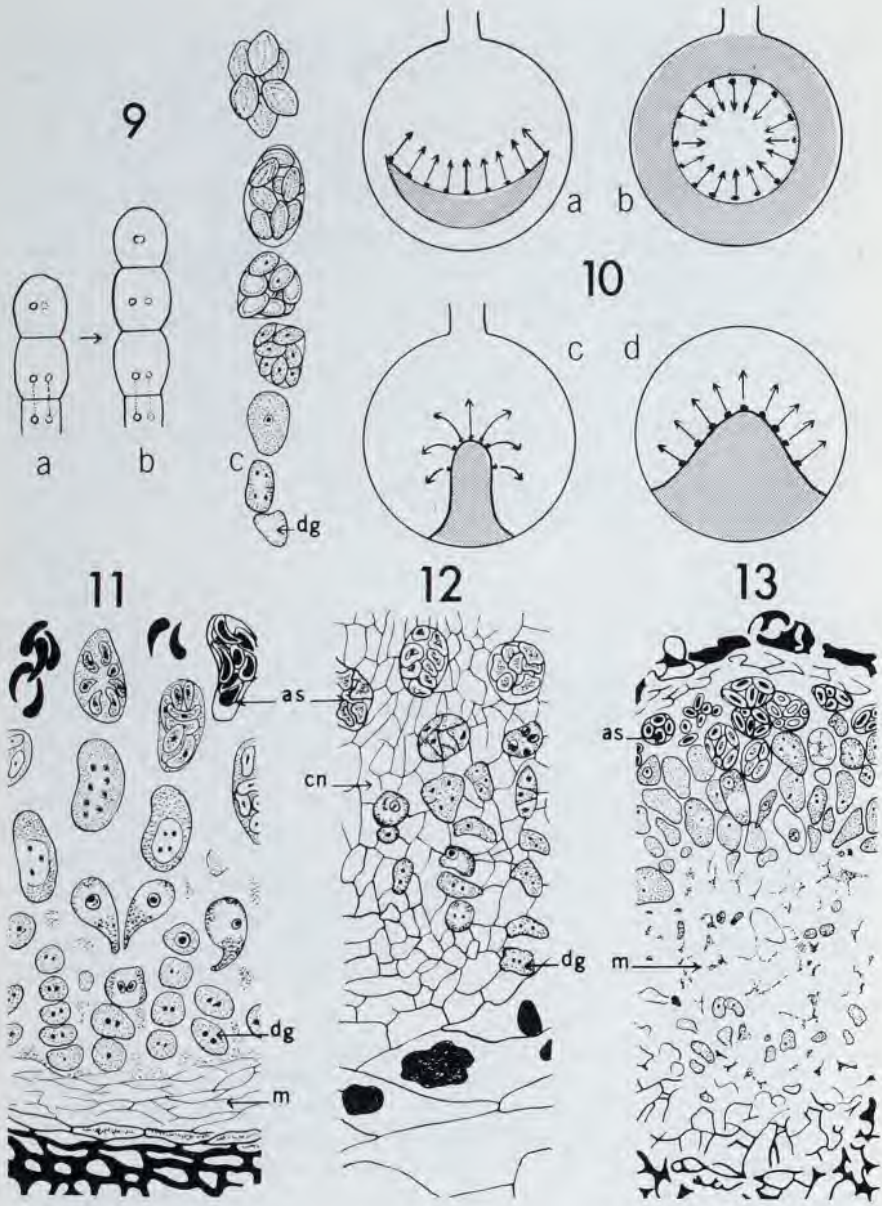
Fig. 8. — Dangeardies-filles ascogènes nées sur le pied de dangeardies-mères bicellulaires.
a : schéma;
b : *Epichloë typhina* (coloration par la solution iodo-iodurée). Noter la présence d'un bouchon apical non colorable à l'extrémité des asques.

les noyaux sont en conséquence disposés en ligne droite.

4) *la dangeardie bicellulaire* (fig. 4, a à f) également assez rare chez les Pyrénomycètes. C'est une dangeardie simplifiée, qui ne dérive pas d'un crochet dangeardien : elle n'a ni bec, ni anse latérale, et se réduit à deux cellules dicaryotiques superposées, qui sont deux cellules-soeurs dérivées de la cellule-mère de la dangeardie par le jeu d'une mitose conjuguée à fuseaux longitudinaux et parallèles, suivie d'un cloisonnement transversal passant par l'équateur de ces fuseaux. Nous avons observé de façon très nette ce type de dangeardie chez le *Bertia moriformis* (fig. 4, c et d), et très souvent aussi, à côté de dangeardies classiques, à bec ou à anse, chez l'*Epichloë typhina* (fig. 4, e et f), où l'avait déjà observé VINCENS (1917). Il a été également décrit chez le *Mycosphaerella bolleana* par HIGGINS (1920) et figuré par CHADEFAUD (1960) chez le *Cordiceps militaris*.

Chez certaines espèces, les dangeardies ascogènes de ces divers types produisent chacune, non pas un asque unique, mais un bouquet d'asques (= cyme d'asques). Pour cela, la cellule podale (fig. 6 et 8) - ou le bec (fig. 7, a à d) - ou l'anse latérale de la dangeardie engendre latéralement une dangeardie-fille, elle aussi ascogène; ensuite, la cellule podale de cette dangeardie-fille en produit à son tour une autre, qui se comporte de même (fig. 7, c et d). Ce phénomène, fréquent chez les Discomycètes, est plus rare chez les Pyrénomycètes. Un cas remarquable est celui de l'*Epichloë typhina*, dont les bouquets d'asques sont composés de dangeardies ascogènes bicellulaires (VINCENS, 1917 et fig. 8, a et b).

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Fig. 9 à 13 : Dangeardies itératives

Fig. 9 — a et b : fonctionnement d'une dangeardie itérative (schémas);

c : *Faurelina fimigenes* (coloration au bleu C4B) : file d'asques provenant d'une dangeardie itérative (dg).

Fig. 10 — Schémas montrant la disposition des dangeardies itératives (points noirs) et des files d'asques (la pointe de la flèche indique l'asque le plus âgé) dans les périthèces.

a : *Ceratocystis moniliformis* : dangeardies situées sur un ménisque sous-hyménial mince et concave (en grisé);

b : *Microascus trigonosporus* : dangeardies tapissant la surface d'un volumineux tissu nourricier (en grisé);

c : *Ceratocystis ulmi* : dangeardies situées sur un ménisque sous-hyménial en forme de colonne; (d'après ROZINZKI, 1961);

d : *Faurelina fimigenes*: dangeardies situées sur un volumineux ménisque sous-hyménial convexe.

Fig. 11. — *Ceratocystis moniliformis* (coloration à l'hématoxyline ferrique-éosine) : détail des files d'asques produites par les dangeardies itératives (dg), situées sur un ménisque (m) sous-hyménial mince. Les asques adultes (as) sont repoussés vers le centre de la cavité périthéciale (d'après MUGNIER, 1962).

Fig. 12. — *Microascus trigonosporus* (coloration à l'hématoxyline ferrique-éosine) : dangeardies itératives (dg) produisant des files d'asques dissociées par intercalation du tissu nourricier (cn); les asques adultes (as) sont repoussés vers le centre de la cavité périthéciale (d'après BOHIN, 1964).

Fig. 13. — *Faurelina fimigenes* (coloration à l'hématoxyline ferrique-éosine) : files d'asques situés sur un volumineux ménisque (m) sous-hyménial convexe; les asques adultes (as) sont repoussés contre la paroi périthéciale.

b) Dangeardies itératives, récemment décrites par CHADEFAUD (1973, b). Ce sont en fait des dangeardies simples, du type bicellulaire, dont la cellule podale engendre une dangeardie-fille par le jeu d'une mitose conjuguée suivie d'un cloisonnement transversal. Ensuite, la cellule podale de cette dangeardie-fille engendre de la même façon une troisième dangeardie, qui se comporte de même. Les dangeardies successives étant disposées en ligne droite, on obtient par ce mécanisme, en apparence, une dangeardie unique, composée d'une cellule-podale surmontée d'un chapelet de cellules proascales, dont la plus âgée (qui est la plus grosse) est celle du sommet (fig. 9, 11, 12 et 13). Ce qui pourrait être décrit en disant que la cellule podale a été la cellule-mère des cellules de ce chapelet. Ce type de dangeardies n'a été observé que dans des genres isolés, qui appartiennent tous aux Pyrénomycètes : le *Ceratocystis moniliformis* (MOREAU, 1952; MUGNIER, 1962 et fig. 11), le *Microascus trigonosporus* (BOHIN, 1964 et fig. 12), le *Faurelina fimigenes* (LOCQUIN-LINARD, 1973; PARGUEY-

Source : MNHN, Paris

LEDUC et LOCQUIN-LINARD, 1976) et les *Chadefaudiella* (LOCQUIN-LINARD, 1973).

La plupart de ces genres ne semblant avoir aucune parenté entre eux, il est probable que ce type de dangeardie soit le résultat d'évolutions secondaires distinctes, et seulement convergentes. Cela est d'autant plus probable qu'il se retrouve chez les Basidiomycètes du g. *Repetobasidium* (CHADEFAUD, 1975). Si le mode de formation des chapelets de cellules proascales des dangeardies itératives est fondamentalement du même type chez toutes les espèces qui viennent d'être citées, par contre leur disposition et leur orientation dans les périthèces présentent des variantes. Ainsi :

– Chez le *Ceratocystis moniliformis* (fig. 10, a et fig. 11), les dangeardies itératives sont situées sur un ménisque sous-hyménial mince et concave; les files proascales (et les asques) ont par suite une disposition centripète, les plus âgées étant rejetées vers le centre de la cavité.

– Chez le *Microascus trigonosporus* (fig. 10, b et fig. 12), la disposition est également centripète et les asques adultes occupent le centre de la cavité périthéciale. Mais chez cette espèce, les dangeardies itératives tapissent la totalité de la cavité périthéciale et sont repoussées vers le centre par le volumineux tissu nourricier (cn), qui persiste également entre les dangeardies, et en désarticule leurs cellules (fig. 12).

– Chez le *Ceratocystis ulmi* (fig. 10, c) et chez le *Faurelina fimigenes* (fig. 10, d et fig. 13), par contre, les dangeardies itératives sont portées par un volumineux réceptacle sous-hyménial hémisphérique : les asques ont alors une disposition centrifuge, les plus âgés étant repoussés contre la paroi.

Que les dangeardies itératives aient été le résultat d'une évolution à partir de dangeardies simples, cela paraît justifié par le cas du *Ceratocystis moniliformis* chez lequel, dans un même périthèce, peuvent coexister des dangeardies simples, en crochet, donnant chacune un asque unique, et des dangeardies itératives (en plus grand nombre) produisant chacune une file d'asques. Chez le *Faurelina fimigenes*, où l'évolution est plus complète, il n'y a plus que des dangeardies itératives qui, en outre, peuvent se ramifier.

c) Dangeardies complexes – CHADEFAUD distingue :

1) *les méta-dangeardies* (fig. 14) : ce sont en fait des dangeardies simples, mais dont la cellule pro-ascale, au lieu de contenir un seul dicaryon, en possède plusieurs, plusieurs mitoses conjuguées s'étant produites.

2) *les poly-dangeardies* (fig. 15) : la dangeardie dérive d'un filament siphoné, contenant plusieurs dicaryons qui subissent chacun une mitose conjuguée unique, suivie d'un cloisonnement. Il en résulte la formation d'une file de cellules dicaryotiques comprise entre deux cellules uninucléées, l'une basale, l'autre terminale.

Source : MNHN, Paris

Ces deux types de dangeardies complexes ne sont connus, chez les Pyrénomycètes, que chez le *Phyllactinia corylea* d'après COLSON (1938). Chez cette espèce, l'appareil sporophytique se réduit à une méta-dangeardie, dont la cellule pro-ascale engendre, non des asques, mais des poly-dangeardies, dont chaque cellule dicaryotique produit un asque (fig. 5, 14 et 15).

2. LES ESPECES A FILAMENTS ASCOGENES

Comme on l'a vu plus haut, les filaments ascogènes typiques sont composés de dangeardies nées les unes des autres. De ce fait ils sont «dangeardiens». Mais il n'en est pas toujours ainsi, ce qui donne les cas suivants :

a) Filaments ascogènes dangeardiens typiques - Pour leur formation, une dangeardie primaire, généralement à bec ou à anse, ou bicellulaire, engendre non pas un asque, mais une dangeardie secondaire, du même type, qui naît de la cellule à dicaryon qui aurait pu être sa cellule pro-ascale. De la même façon, cette dangeardie secondaire en produit une troisième, qui à son tour en donne une quatrième, etc. . On obtient ainsi une file de dangeardies qui forme le filament ascogène dangeardien et que garnissent latéralement, le cas échéant, les becs ou les anses des dangeardies composantes. La dernière de celles-ci, située au sommet du filament est seule ascogène (fig. 17 et 18 a).

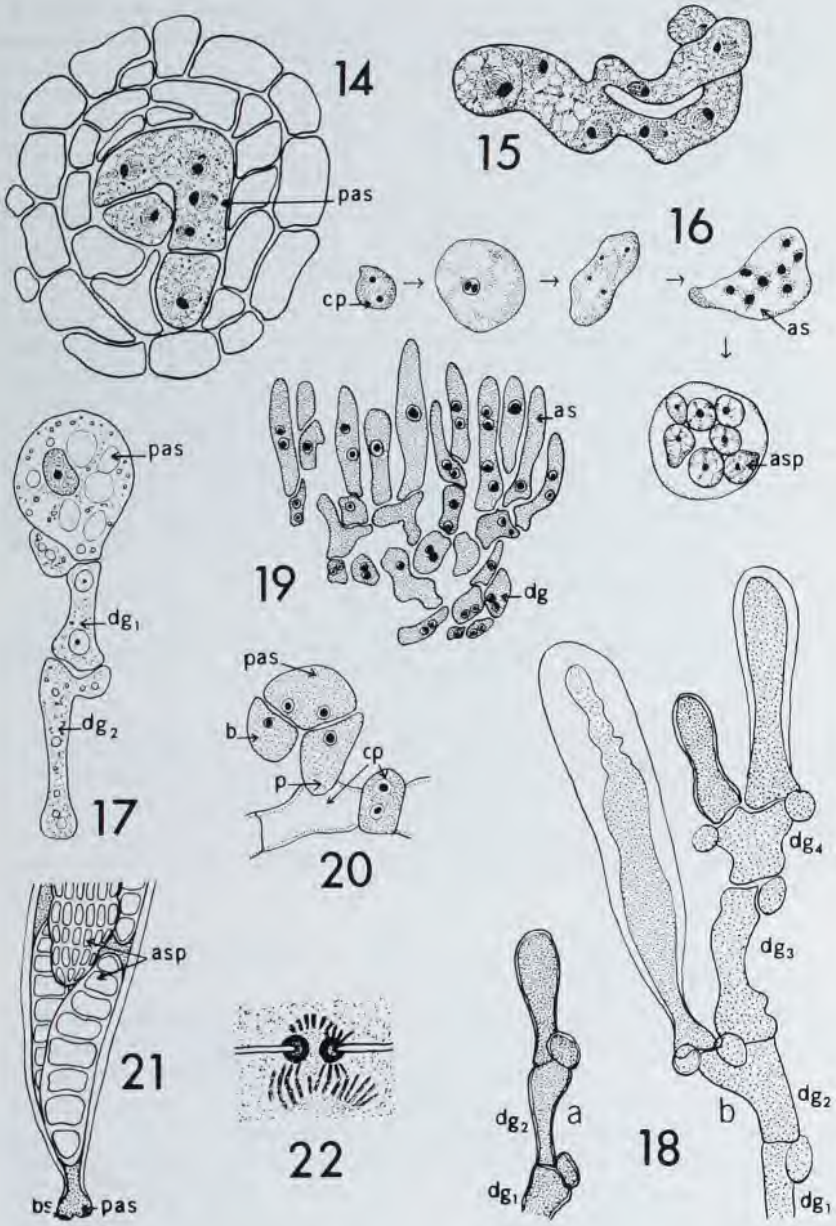
Dans certains cas, une dangeardie latérale naît sur le flanc du filament. Elle produit à son tour un filament ascogène dangeardien. De la sorte, les filaments dangeardiens peuvent se ramifier (fig. 18, b et fig. 19).

b) Filaments ascogènes dangeardiens réduits à leur dangeardie primaire. Celle-ci, produite par l'une des cellules carposporales, engendre directement un asque - fig. 20 - (ou une cyme d'asques). Nous citerons comme exemples : certaines Erysiphacées, dont le *Sphaerotheca fuliginea*, selon BERGMANN (1941); la Sordariale *Bombardia lunata*, selon ZICKLER (1952); la Gymnoascale *Arachniotus aureus*, selon de LAMATER (1937).

c) Filaments ascogènes et asco-sporophytes non dangeardiens. Ils ne sont pas formés de dangeardies distinctes.

Chez le *Mycosphaerella tulipiferae*, selon les dessins de HIGGINS (1936), seule la partie primaire de chaque filament ascogène est ainsi non dangeardienne : elle est constituée par un filament dicaryotique siphoné. Mais la partie secondaire est au contraire formée de dangeardies à anse, engendrées par ces filaments. Une structure comparable se retrouve chez la Gymnoascale *Ctenomyces serratus* (selon DANGEARD, 1903) et l'Eurotiale *Penicillium aegyptiacum* (selon MOREAU, 1953), mais la partie primaire est cloisonnée, non siphonée, et les filaments secondaires qu'elle engendre ne sont pas dangeardiens : ils sont cloisonnés en cellules proascales, dont chacune devient directement un asque.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Fig. 14 à 20 : Autres modes de formation des asques et Fig. 21 et 22 : bases d'asques

Fig. 14. — *Phyllactinia corylea* : dangeardie en crochet (cf. fig. 5) transformée en une méta-dangeardie unique par la multiplication des noyaux de la cellule pro-ascale (pas) (d'après COLSON, 1938).

Fig. 15. — Idem - : poly-dangeardies ascogènes par la cellule principale de la méta-dangeardie précédente (d'après COLSON, 1938).

Fig. 16. — *Eurotium repens* (coloration à l'hématoxyline ferrique-éosine). Transformation directe des cellules carposporales (cp) en asques (as) contenant les ascospores (asp).

Fig. 17 — *Microthelia fusispora* (coloration par la solution iodo-iodurée) : filament dangeardien avec la première dangeardie végétative (dgl) et la seconde ascogène (dg2); pas: cellule pro-ascale.

Fig. 18. — *Pyrenophora* sp. (coloration par la solution iodo-iodurée).
a : jeune filament dangeardien (dgl : végétative; dg2 : ascogène);
b : filament dangeardien complexe (dangeardies d'ordres successifs formant un système ramifié dgl à dg4).

Fig. 19. — *Mycosphaerella maculiformis* (coloration à l'hématoxyline ferrique-éosine); filaments dangeardiens ramifiés (dg) : les asques (as) sont disposés en bouquet.

Fig. 20. — *Monascus* sp. (du Musc) (coloration à l'hématoxyline ferrique-éosine) : crochet dangeardien avec bec b; pied : p et cellule pro-ascale: pas engendré directement par une cellule carposporale (cp), dont le contenu s'est ensuite lysé; sur le même filament, noter, à côté, une cellule carposporale à dicaryon (cp) commençant à bourgeonner une dangeardie.

Fig. 21 — *Pleospora elynae* (coloration au bleu C4B) : base «dangeardienne» d'un asque adulte, montrant le reste de la cellule proascale (pas) de la dangeardie génératrice avec ses deux boutons synaptiques (bs). Ascospores (asp) vues de face et de profil.

Fig. 22. — *Sordaria fimicola* : bouton synaptique d'une cellule ascogène, au microscope électronique (d'après FURTADO, 1971).

d) Espèces sans filaments ascogènes. Au lieu d'engendrer de tels filaments, leurs cellules carposporales se transforment directement chacune en une cellule pro-ascale, qui se transforme en un asque (fig. 16). Chez le *Monascus barkeri*, les cellules carposporales sont assez nombreuses et il en va de même des asques (DANGEARD, 1907). Chez le *Thelebolus stercoreus*, elles sont moins nombreuses et une seule (parfois deux) devient un asque (id.).

Source : MNHN, Paris

3. FORMATION DES ASQUES A PARTIR DES CELLULES PRO-ASCALES.

Typiquement, la cellule proascale est le siège d'une caryogamie par laquelle son dicaryon devient un noyau diploïde unique. Puis son sommet engendre un bourgeon, dans lequel émigre ce noyau. Ce bourgeon s'allonge et devient l'asque qui est d'abord uninucléé et à la base duquel la cellule proascale demeure généralement distincte, mais sans être séparée de l'asque lui-même par une cloison (fig. 21, 27, 41 et 47).

Provenant, dans le plus grand nombre des cas, d'une dangeardie bicellulaire à anse ou à bec, cette base est bifurquée vers le bas et, au niveau des synapses, les bouchons synaptiques sont bien visibles, l'un du côté du pied, l'autre du côté de l'anse ou du bec : chacun se présente comme un bouton légèrement réfringent dans l'eau (fig. 27 et 43); cette réfringence est encore accentuée par montage dans le réactif iodo-ioduré (fig. 46); il se colore intensément en bleu par montage dans le bleu C4 B (fig. 21 et 41).

Chez le *Sordaria fimicola* (FURTADO, 1971), les pores septaux à la base de cellules pro-ascales apparaissent, au microscope électronique, de façon beaucoup plus complexe que ceux des simples cellules végétatives. Le pourtour de chaque pore (fig. 22) est occupé par un cylindre, plus opaque sur ses bords et d'où partent des tubules, rayonnants dans le cytoplasme de part et d'autre du septum.

Enfin, rappelons qu'après CAVARA et MOLLICA (1907), quelques auteurs voient naître les filaments ascogènes à partir de cellules soit basales (BOSE, 1961; CORLETT, 1968 et 1971), soit terminales (ARNOLD, 1928; KOWALSKI, 1965; CORLETT, 1967), soit même intercalaires des pseudo-paraphyses.

II. LES DIFFÉRENTS MODES DE FORMATION DES ASCOSPORES

A – Après la caryogamie dangeardienne, l'asque contient donc un volumineux noyau diploïde, dans lequel sont généralement visibles, outre le nucléole, soit des masses chromosomiques (fig. 1, c), soit des filaments chromosomiques portant des granules (fig. 23). Ensuite, en règle générale, dans le jeune asque, par trois mitoses, dont les deux premières sont accompagnées de méiose, le noyau diploïde se divise en huit noyaux sporaux haploïdes. Nous ne reviendrons pas sur le détail de ces divisions, SCHRANTZ (1970) les ayant parfaitement décrites en microscopie électronique. Autour de chacun de ces huit noyaux, par un mécanisme encore mal élucidé se différencie une ascospore. Le nombre classique de huit ascospores par asque n'est toutefois pas constant, de nombreuses variantes pouvant se produire même au sein d'un même genre, le g. *Pleurage*, par exemple. En effet .

Source : MNHN, Paris

a) le nombre de noyaux sporaux et de spores peut être inférieur à huit, parce que :

1. certains des noyaux haploïdes sont abortifs et dégénèrent dans l'épiplasme sans avoir été utilisés pour la formation d'une ascospore. Ainsi, chez le *Pyxidiophora asterophora* cinq noyaux avortent (fig. 1, d); chez l'*Erysiphe lamprocarpe* (fig. 24) et le *Phyllactinia corylea* (fig. 25) dont l'asque adulte ne contient que deux ascospores (asp), il y a avortement de 6 des noyaux (n), encore visibles au sommet de l'épiplasme.

2. les deux premières mitoses seules se produisent : l'asque adulte ne contient donc que quatre ascospores haploïdes; aucune trace de noyaux abortifs n'est alors visible dans l'épiplasme.

3. d'autres espèces sont tétraspermes, bien que les trois mitoses méiotiques soient normales, parce que chaque ascospore englobe deux noyaux. Il n'y a de la sorte que quatre ascospores binucléées par asque. Exemple : le *Pleurage anserina* (fig. 26, MOREAU et MOREAU, 1951, et HESLOT, 1958) et le *Neurospora tetrasperma* (COLSON, 1934).

b) le nombre d'ascospores peut au contraire être supérieur à huit. Chez les espèces ainsi polyspermes, le nombre de mitoses est variable, mais toujours supérieur à trois. Exemples : le *Delitschia myriaspora* (fig. 27) et les *Diatrypella* (fig. 28).

B — L'asco-sporogénèse a donné lieu à plusieurs théories, mais le mécanisme de la formation de l'enveloppe des ascospores demeure assez obscure chez les Pyrénomycètes, en raison du nombre encore restreint d'observations en microscopie électronique.

Les trois modes de formation des ascospores décrits jusqu'ici chez les Pyrénomycètes sont les suivants :

1. Le mécanisme harpérien, décrit par HARPER dès 1895, entre autres chez des Pyrénomycètes (*Erysiphe communis* et *Phyllactinia corylea*) est resté longtemps classique. D'après cet auteur, les noyaux issus de la troisième division sont pourvus d'un bec portant un centrosome, d'où divergent des rayons astériens. Ceux-ci s'allongent, puis se recourbent de façon à constituer autour du noyau, et d'un fragment de cytoplasme, une cage fibreuse. Sur celle-ci se disposent ensuite des substances qui constitueront la paroi de l'ascospore.

Ce mécanisme a été confirmé par divers auteurs, mais non toutefois sans quelques restrictions. En microscopie optique, HESLOT (1958) l'a observé chez les Sordariacées, mais n'a vu aucune fibre astérienne distincte. En microscopie électronique, ZICKLER (1969), chez le *Podospora anserina* et le *Podospora setosa*, a retrouvé des plaques centriolaires, présentes dans toutes les divisions, qui augmentent de taille de la méiose à la mitose postméiotique sans changement apparent de structure : contrairement aux centrioles, elles restent en contact étroit avec la membrane nucléaire. SCHRANTZ (1966,

Source : MNHN, Paris

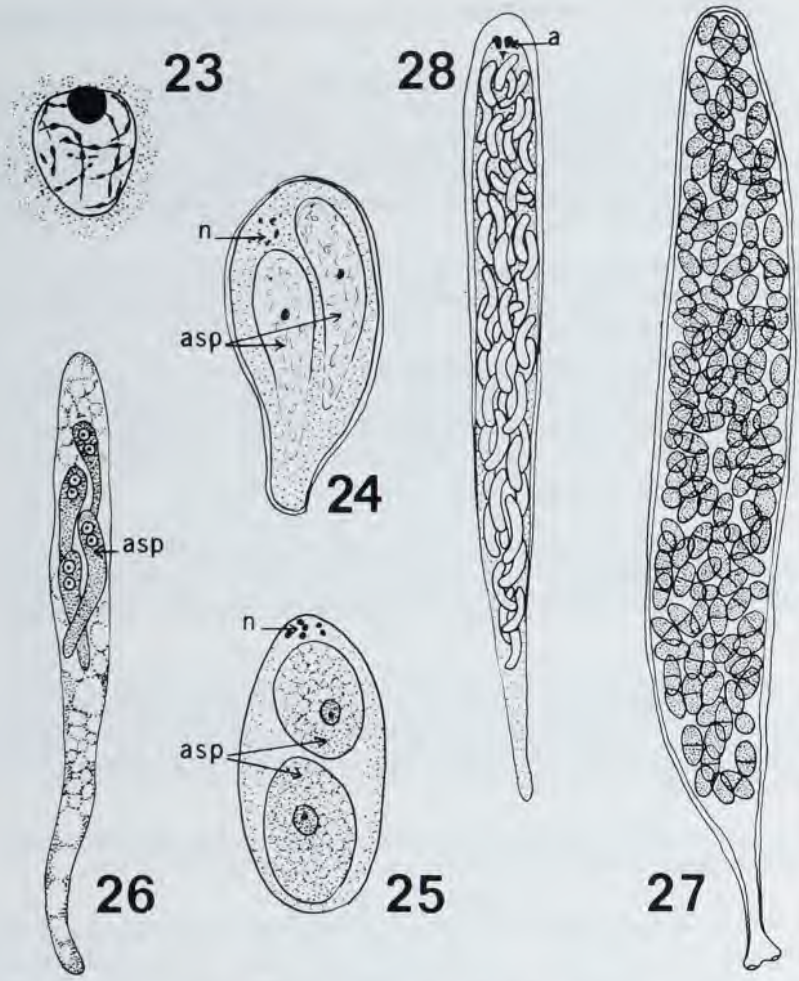


Fig. 23 : Le noyau diploïde de l'asque
et Fig. 24 à 28 : Variation du nombre des ascospores dans les asques

Fig. 23 — *Pseudovalsa lanciformis* (coloration à l'hématoxyline ferrique-éosine): noyau diploïde d'un asque jeune, avec son nucléole et ses filaments chromosomiques à granules.

Fig. 24. — *Erysiphe lamprocarpe* (coloration à l'encre Waterman noire). Deux ascospores (asp) seulement sont en voie de différenciation dans l'asque; les autres noyaux sporaux (n) sont abortifs et visibles au sommet de l'épiplasme.

Fig. 25. — *Phyllactinia corylea* : asques à deux ascospores (asp); les 6 noyaux sporaux (n) abortifs sont visibles au sommet de l'épiplasme (d'après COLSON, 1938).

Source : MNHN, Paris

Fig. 26 — *Podospora anserina* (coloration par le bleu C4B) : asque tétrasperme contenant 4 ascospores (asp) binucléées à un stade encore très jeune.

Fig. 27 — *Delitschia myriaspora* (sans coloration): asque polysperme à nombreuses ascospores bi-cellulaires brunes.

Fig. 28 — *Diatrypella* sp. (coloration par la solution iodo-iodurée) : asque polysperme à ascospores allantoïdes; noter la présence d'un anneau apical amyloïde (a) à l'extrémité de l'asque.

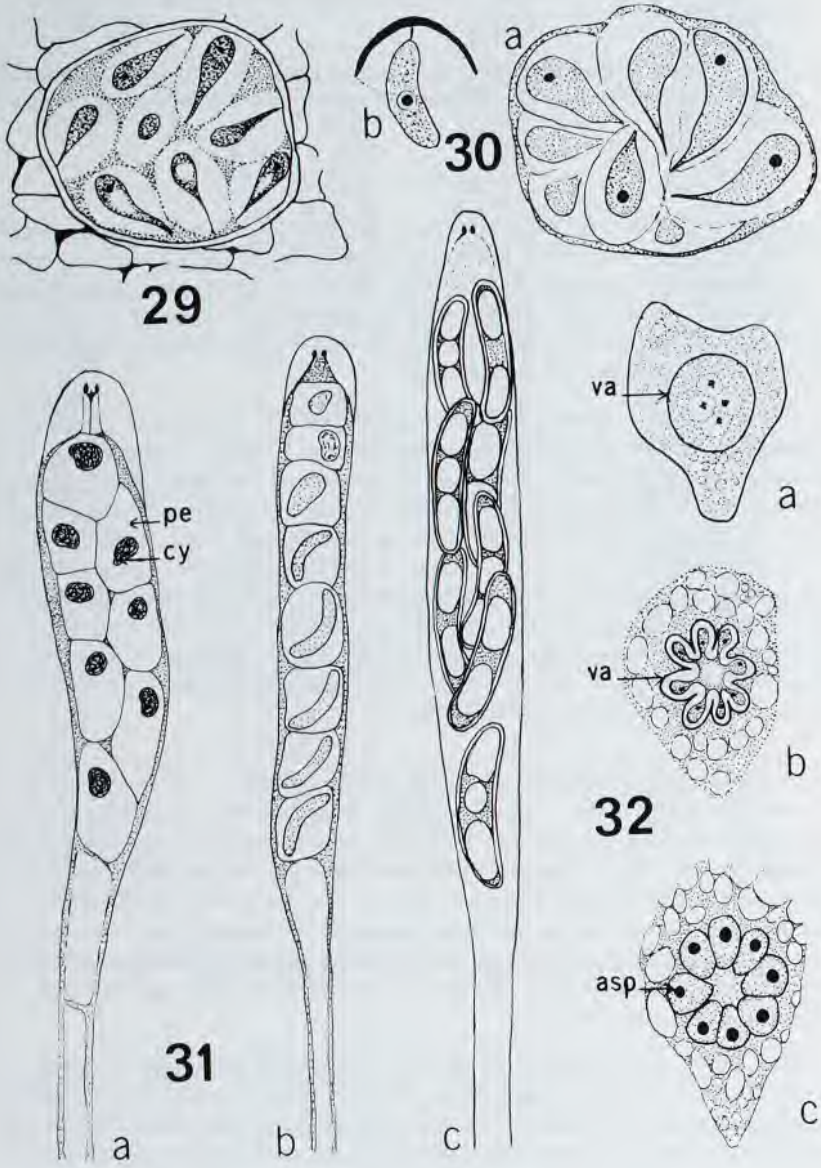
1967 et 1970), chez des Discomycètes et le *Xylaria polymorpha*, a également observé sur le bec du noyau un disque astérien (mais qui n'a pas la structure d'un véritable centrosome) d'où partent les fibres astériennes; mais celles-ci ne joueraient pas un rôle essentiel dans la formation de la paroi sporale; elles serviraient seulement de «guide» lors de la mise en place de la vésicule ascale (v. plus loin) autour des noyaux sporaux.

Bien que nous n'ayons pas observé les asques du *Ceratocystis major* et du *Myriangium duriaei* au microscope électronique, il nous a semblé que leurs ascospores se différencient suivant un mécanisme qui, de prime abord, rappelle singulièrement celui décrit par HARPER. En effet, le contenu de chaque ascospore se compose d'un corps pyriforme, arrondi au gros bout, effilé en un bec à l'autre et entouré d'une épaisse zone claire, non colorable. On peut penser que l'axe de la spore est formé par le noyau, son bec et le centrosome (?) occupant le sommet de celui-ci (fig. 29 et 30, a). De plus, chez le *C. major*, la paroi incomplètement formée des ascospores (fig. 30, b) montre la forme d'une coupole qui occuperait l'emplacement des fibres astériennes et dont le point d'attache occupe le sommet (centrosome ?).

2. Clivage du cytoplasme : P. HEIM (1952) a vivement contesté l'existence du mécanisme harpérien. N'ayant retrouvé ni centrosome, ni aster, elle pense que les formations décrites par HARPER correspondraient en réalité à des artefacts et que les ascospores se délimiteraient par simple fragmentation du cytoplasme autour de chaque noyau; il en résulte des masses polyédriques séparées les unes des autres par des lignes claires, non chromophiles. Par la suite, les contours anguleux s'estompent et les masses sporales deviennent rondes ou ellipsoïdales; elles sont entourées par une mince membrane qui s'accroît aux dépens de l'épiplasme nourricier.

Nous avons observé plusieurs fois de telles masses polyédriques, mais sans jamais déceler le clivage cytoplasmique. Dans tous les cas, elles sont constituées par les périspores (pe) turgescentes qui, pressées les unes contre les autres, présentent de ce fait des contours anguleux (fig. 31, a). La masse centrale chromophile comprend le cytoplasme sporal (cy) et non le seul noyau : en effet, chez les *Diatrypella* par exemple, l'ensemble de cette masse prend rapidement la forme allantoïde (fig. 31, b), caractéristique des ascospores adultes (fig. 31, c);

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Fig. 29 à 32 : Différenciation des ascospores (microscopie optique)

Fig. 29. — *Myriangium duriaei* (coloration à l'hématoxyline ferrique-éosine) : asque contenant huit ascospores apparemment formées suivant le mécanisme harpérien (?).

Fig. 30. — *Ceratocystis major* (coloration à l'hématoxyline ferrique-éosine) :
a : asque contenant huit ascospores formées probablement suivant le mécanisme harpérien ;
b : ascospore en formation.

Fig. 31. — *Quaternaria quaternata* (coloration par la solution iodo-iodurée) : évolution des ascospores.
a : ascospores très jeunes, avec cytoplasme (cy) globuleux et volumineuse périspore (pe), à contour polygonal ;
b : ascospores plus âgées : le cytoplasme, toujours entouré par une volumineuse périspore, prend une forme allantoïde ;
c : ascospores adultes allantoïdes libres et à périspore devenue mince.
Noter la présence d'un anneau amyloïde à l'extrémité des asques.

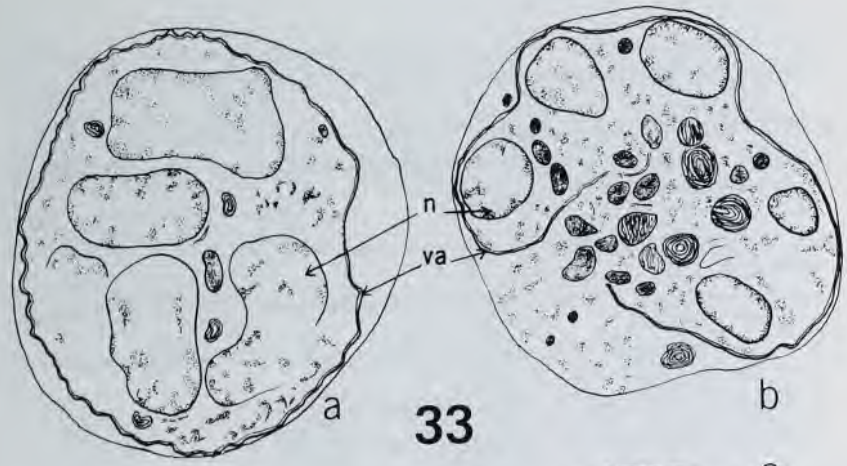
Fig. 32. — *Ceratostomella fimbriata* : formation des ascospores à partir d'une vésicule ascale.
a : jeune asque montrant la vésicule (va) séparant le sporoplasme (à quatre noyaux à ce stade) de l'épiplasme ;
b : la vésicule (va) s'invagine entre les huit noyaux, entourés chacun d'une partie du sporoplasme.
c : les huit ascospores (asp) sont parfaitement délimitées (d'après ANDRUS et HARTER, 1937).

celles-ci, du fait de la régression du volume de leur périspore, deviennent indépendantes les unes des autres dans l'asque adulte.

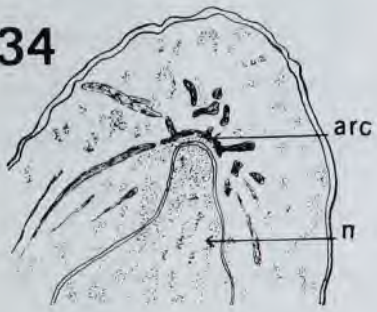
3. Intervention d'une vésicule ascale : ANDRUS et HARTER (1933 et 1937) ont figuré chez le *Ceratostomella fimbriata* une membrane (= vésicule : va) séparant l'épiplasme du sporoplasme contenant les noyaux sporaux (fig. 32, a) ; cette vésicule s'invagine ensuite entre les noyaux sporaux et se subdivise ainsi en 8 vésicules-filles, dans chacune desquelles est logé l'un de ceux-ci, avec une portion du sporoplasme (fig. 32, b). Ainsi sont délimitées les ascospores, asp, (fig. 32, c). Peu de temps après, une membrane semblable a également été signalée par CHADEFAUD (1943, b) chez le Discomycète *Mniaecia jungermanniae*.

Cette enveloppe commune, observée plusieurs fois depuis en microscopie électronique est généralement appelée «vésicule ascale» (= «ascus vesicle») ou sporoblaste (CHADEFAUD, 1974). Elle semble être à l'origine de toutes les ascospores étudiées jusqu'ici chez les Ascomycètes supérieurs, sauf toutefois chez les Truffes où la paroi primordiale de chaque ascospore se forme indépendamment et directement à partir de lomasomes différenciés sur le plasma-

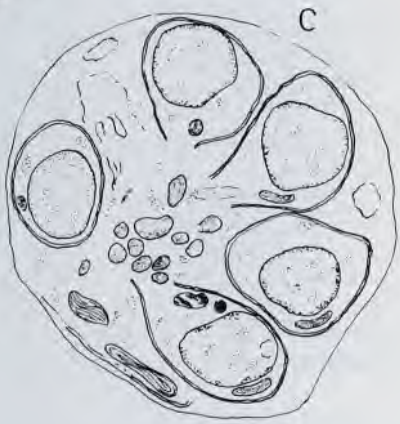
Source : MNHN, Paris

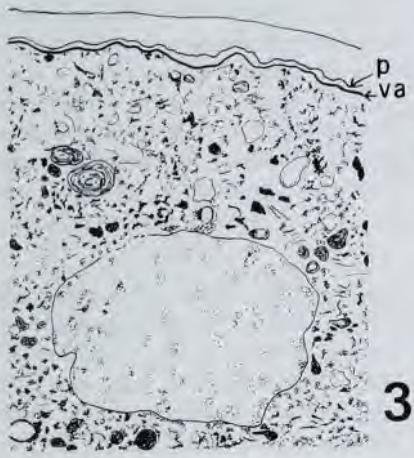


33

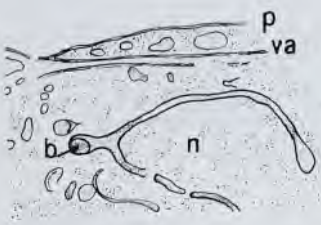


34





36



35

37

Source : MNHN, Paris

Fig. 33 à 37 : Différenciation des ascospores (microscopie électronique)

Fig. 33. — *Nannizzia gypsea* : asco-sporogénèse à partir d'une vésicule ascale.
a : la vésicule ascale (va) à double membrane (= membrane à deux feuillets) entoure l'ensemble des noyaux (n) et du sporoplasme ;
b : la vésicule ascale (va) commence à s'invaginer entre les noyaux (n) ;
c : la vésicule ascale se rompt entre les jeunes ascospores et tend à se fermer autour de chacune d'elles (d'après les photographies de HILL, 1975).

Fig. 34. — *Xylaria polymorpha (= Xylosphaeria polymorpha)* : fragment d'une ascospore montrant son enveloppe à deux feuillets, une partie de son noyau (n) pourvu d'un bec au voisinage duquel sont visibles des archontosomes (arc) denses aux électrons (d'après une photographie de BECKETT et CRAWFORD, 1970).

Fig. 35. — *Hypoxylon rubiginosum* : fragment d'asque au stade de l'ascosporogénèse ; noyau (n) avec un bec (b) ; continuité entre le plasmalemme (p) à double membrane et la vésicule ascale (va) (d'après une photographie de GREENHALGH et GRIFFITHS, 1970.

Fig. 36. — *Poronia punctata* : fragment d'un jeune asque uninucléé, montrant la vésicule ascale (va) proche du plasmalemme (p) et en épousant toutes les sinuosités (d'après une photographie de STIERS, 1974).

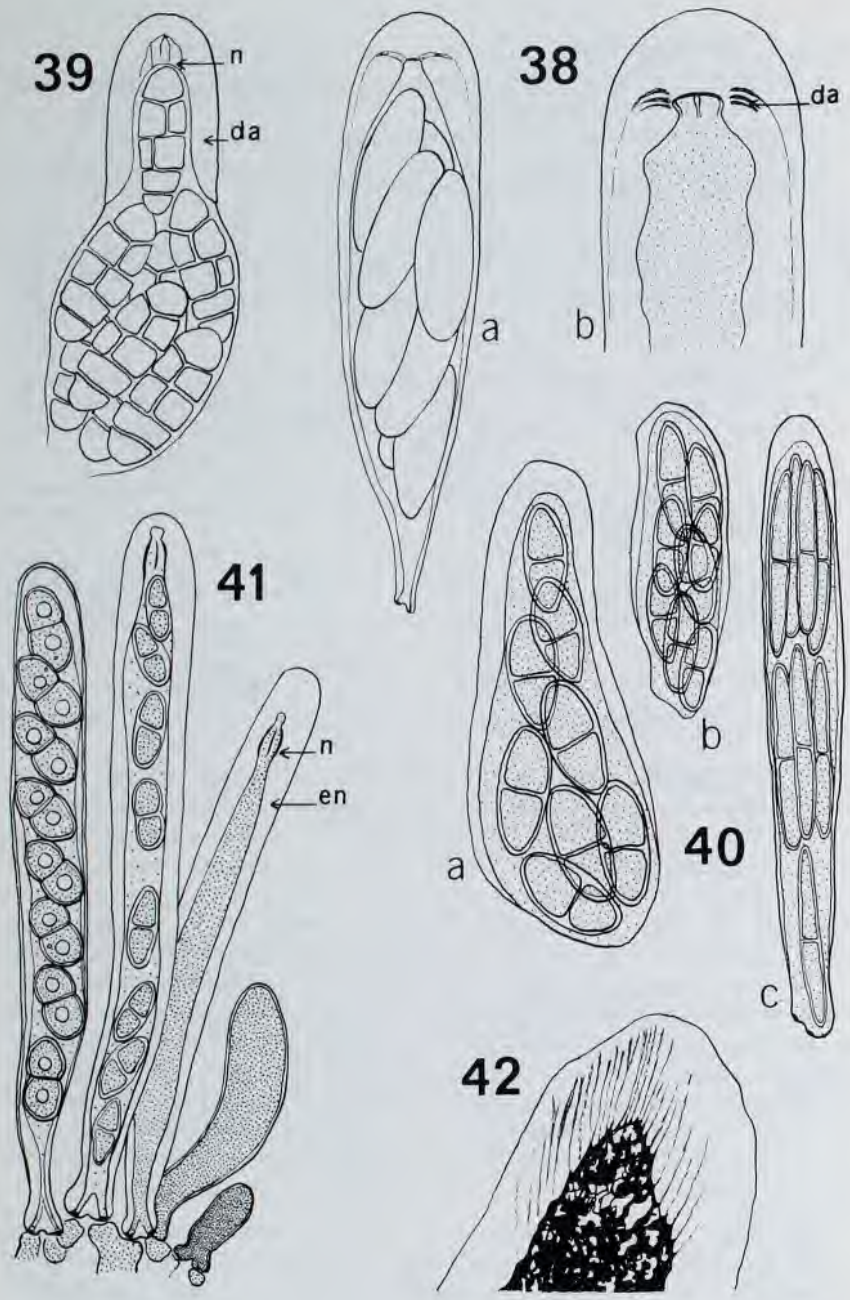
Fig. 37. — *Nannizzia gypsea* : figure myélinique en continuité avec la vésicule ascale (d'après une photographie de HILL, 1975).

lemme (JANEX-FAVRE et PARGUEY-LEDUC, 1976).

La vésicule ascale (va), d'origine encore très mal connue, précède l'individualisation des ascospores. D'après les observations en microscopie électronique, il s'agit d'un sac cylindrique à double membrane, ouvert aux deux extrémités, mais pouvant éventuellement se fermer, chez les Eurotiales par exemple (fig. 33, a) ; très proche du plasmalemme (p) de l'asque, il en épouse étroitement les sinuosités (fig. 36). Cette vésicule s'invagine ensuite autour de chacun des noyaux (n) sporaux (fig. 33, b) et du fragment de sporoplasme qui l'accompagne et finit par les entourer complètement (fig. 33, c) ; chaque ascospore est en conséquence enveloppée par une membrane également double : l'une externe (« investing membrane» qui deviendra l'ectospore), l'autre interne (= «membrane plasmatique» qui sera le plasmalemme de l'ascospore), entre lesquelles se disposent ultérieurement les diverses couches de la paroi sporale. Certaines de celles-ci, pratiquement constantes sont, de l'extérieur vers l'intérieur : la périspore, l'exospore et l'épispore ; d'autres sont plus rares : c'est le cas de l'endospore (présente par exemple chez le *Poronia punctata*, selon STIERS, 1974).

La vésicule ascale, décrite plusieurs fois chez les Pyrénomycètes, a une origine encore peu claire. Certains auteurs ne l'ont pas précisée (BECKETT, BARTON et WILSON, 1968 ; FURTADO et OLIVE, 1970, etc. . .) ; mais pour d'autres auteurs, elle peut provenir :

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Fig. 38 à 42 : La paroi des asques bituniqués

Fig. 38. — *Botryosphaeria* sp. (sans coloration).
a: asque adulte, renflé dans sa partie supérieure, ce qui est caractéristique des Dothiorales;
b: sommet d'un asque plus jeune montrant la stratification du dôme apical (da), autour de l'oculus, en partie occupé par le sommet de l'épiplasme.

Fig. 39. — *Leptosphaerulina gaümanni* (sans coloration) : asque adulte, renflé dans sa partie inférieure, ce qui est caractéristique des Pléosporales; noter le dôme apical (da) dont l'oculus est garni d'une nasse apicale (n).

Fig. 40 — *Mycosphaerella* (sans coloration). Les deux types d'asques sont représentés dans ce genre, ainsi que le type cylindrascé intermédiaire.
a : *M. pachyasca* : asque renflé dans sa partie inférieure;
b : *M. mimosicola* : asque renflé dans sa partie supérieure;
c : *M. latebrosa* : asque cylindrique.

Fig. 41 — *Valsaria insitiva* (coloration par le bleu C4B) : asques à divers degrés de maturation. Noter la croissance, puis la régression de l'endoascus (en) et la nasse apicale (n) à l'extrémité de l'épiplasme.

Fig. 42. — *Limacinula theae* : coupe tangentielle d'une extrémité d'asque montrant les «bandes» rayonnantes de l'endoascus (d'après une photographie de REYNOLDS, 1971).

a) d'un bourgeonnement nucléaire. Il a été figuré chez le *Xylosphaeria polymorpha* par BECKETT et CRAWFORD, 1970 (fig. 34). Ces auteurs ont observé, en outre, des corps denses aux électrons, les archontosomes (arc) qui, situés près des becs des noyaux, participeraient, avec les microtubules astériens, à la délimitation et à l'orientation de la future paroi sporale (en imprimant les points d'invagination de la vésicule ascale), et peut-être également au déterminisme de la forme des spores.

b) d'invaginations du plasmalemme. Elles ont été décrites chez l'*Hypoxylon rubiginosum* par GREENHALGH et GRIFFITHS (1970), sous l'aspect de sacs aplatis, à double membrane, dont l'externe reste en continuité avec le plasmalemme du jeune asque; ces sacs ensuite fusionnent (fig. 35). GIL (1973) pense que chez l'*Arthroderma benhamiae*, les mésosomes résultant d'invaginations du plasmalemme ascal sont en continuité morphologique avec la vésicule ascale au moment de la formation des ascospores. STIERS (1974), voit également la vésicule ascale tirer son origine du plasmalemme chez le *Poronia punctata*, dont elle est très proche et dont elle épouse intimement les sinuosités (fig. 36).

c) d'éléments du reticulum endoplasmique, auxquels la vésicule ascale ressemble très souvent, notamment chez le *Cordyceps militaris*, selon MOORE (1965).

Source : MNHN, Paris

SCHRANTZ (1971) pense que chez le *Xylaria polymorpha* peuvent intervenir à la fois deux facteurs car il y a d'une part abondance de vésicules bourgeonnées par la membrane nucléaire, et d'autre part une ressemblance frappante de la vésicule avec le plasmalemme.

d) à partir de corps myéliniques. HILL (1975) admet que les corps myéliniques, contrairement à ce qu'ont prétendu divers auteurs, ne sont pas des artéfacts, mais proviendraient de la membrane nucléaire et seraient équivalents aux «fungal mesosomes» décrits par GIL (voir ci-dessus). Ce serait eux qui seraient à l'origine de la vésicule ascale (fig. 37).

Mais si la différenciation des ascospores et l'origine de leur membrane primordiale sont encore mal connues, par contre la structure des asques l'est beaucoup mieux; elle a même donné lieu, comme nous l'avons vu plus haut, à deux classifications suivant que sont prises en considération la structure de la paroi ascale (LUTTRELL, 1951) ou celle de l'appareil apical (CHADEFAUD, depuis 1942).

Il faut également noter que la forme des asques a été utilisée par MUELLER et Von ARX (1950), pour distinguer les Dothiorales, dont les asques sont renflés dans leur partie supérieure (fig. 38), les Pléosporales dont c'est au contraire la base qui est renflée (fig. 39) et enfin, les Myriangiales, à asques globuleux (fig. 29). Nous n'insisterons pas sur ce critère de classification qui ne s'applique qu'aux Pyrénomycètes ascoloculaires, et ce, d'ailleurs, avec quelques restrictions: en effet, dans plusieurs genres (fig. 40), les deux types d'asques peuvent coexister, chez une même espèce, avec tous les intermédiaires possibles.

III. LA PAROI DES ASQUES

Au microscope ordinaire, la paroi des asques des Pyrénomycètes apparaît constituée de deux couches (= tuniques) : un exoascus, externe, mince et réfringent, et un endoascus interne, très hygrophile. Ce dernier est beaucoup plus épais chez les Bituniqués que chez les Unituniqués, mais en réalité, comme l'a également figuré BELLEMERE (1971) chez les Discomycètes, l'épaississement de l'exoascus ne se fait que progressivement, pour ensuite régresser dans les asques adultes (fig. 41).

1. LES PYRENOMYCETES BITUNIQUES

Chez ceux-ci, les deux tuniques sont indépendantes l'une de l'autre et sont d'autant plus séparables qu'elles sont isolées par un vide (v) comme l'ont révélé, de façon plus ou moins nette, les observations en microscopie électronique (Pl. I, fig. 1, et SCHRANTZ, 1970). Cette totale indépendance de l'exoascus par rapport à l'endoascus permet la spectaculaire déhiscence par «Jack-in-box» (fig. 43 à 46 et Pl. III, fig. 2) : sous la pression de l'endoascus (en) qui se gonfle

Source : MNHN, Paris

considérablement en s'hydratant, l'exoascus (ex) se rompt circulairement, à un niveau quelconque de l'asque. Les deux parties ainsi séparées se rétractent en se plissant ou en s'enroulant sur elles-mêmes (fig. 43 et 44). L'endoascus (en) s'allonge ensuite considérablement et s'échappe de l'exoascus en entraînant avec lui épiplasme et ascospores. Il reste fixé à l'une des deux parties rompues de l'exoascus soit à sa partie basale (fig. 43 et 46), soit à sa partie terminale (fig. 44). Dans certains cas, l'exoascus ne se rompt pas totalement; ses deux parties demeurent alors attachées l'une à l'autre sur l'un des côtés de l'asque (fig. 45 et Pl. III, fig. 2). Quand la partie supérieure est très courte, elle peut avoir l'aspect d'un opercule. Parfois, l'endoascus difflue et n'est plus visible, mais il faut bien se garder de prendre cette déhiscence pour un pseudo-jack-in-box (ou faux jack-in-box) : en effet, comme le montre la figure 45,l'endoascus demeure encore visible au niveau de la base lamelleuse de son dôme apical (da); il a donc bien été entraîné lors de la surrection de l'épiplasme. Ensuite, l'endoascus se rompt à son tour sous la pression de l'épiplasme et des ascospores, qui sont alors libérées (fig. 46). On notera ici que le jack-in-box peut se produire bien avant que les asques aient atteint leur maturité.

Au microscope électronique (SCHRANTZ, 1970; REYNOLDS, 1971), la paroi des asques bituniqués apparaît beaucoup plus complexe qu'au microscope optique, car :

– l'exoascus comporte en réalité deux couches inégalement denses aux électrons : un exoascus externe (ex_1), à structure généralement fibrilleuse, plus ou moins pelucheux, et un exoascus interne (ex_2), plus épais et à structure plus lâchement fibrilleuse (Pl. I, fig. 2).

Ensuite, comme on l'a vu plus haut, un espace clair, mince et plus ou moins sinueux, sépare en principe chez les Bituniqués l'exoascus de l'endoascus (Pl. I, fig. 1, v).

– l'endoascus, de nature beaucoup plus complexe, est également formé de deux couches : - 1. un endoascus externe, assez épais, composé de microfibrilles parallèles au contour de l'asque et noyées dans une matrice amorphe. Cette partie de l'endoascus prend une structure nettement stratifiée au niveau de l'appareil apical, où elle forme un dôme apical (da) percé en son centre d'un oculus (fig. 38 b); - 2. un endoascus interne, qui est particulièrement bien développé chez les Bituniqués. Sa structure est voisine de celle de l'endoascus externe, mais l'ensemble des microfibrilles se plissotent et forment des festons de largeur variable (fig. 42), dont les creux apparaissent comme des stries (ou «bandes») rayonnantes (REYNOLDS, 1971).

Nous avons très nettement retrouvé cette ondulation de l'endoascus interne chez le *Pleospora herbarum* où les «bandes» rayonnent à partir du sommet de l'épiplasme (Pl. II, fig. 1); la disposition en zig-zag des fibrilles est particulièrement visible chez cette espèce (Pl. II, fig. 2).

En outre, à ces quatre couches quasiment constantes, peut s'en ajouter une autre, qui s'intercale entre l'endoascus et l'épiplasme de l'asque : c'est le film interne décrit par CHADEFAUD (1972 a et 1973 a), entre autres chez le

Source : MNHN, Paris

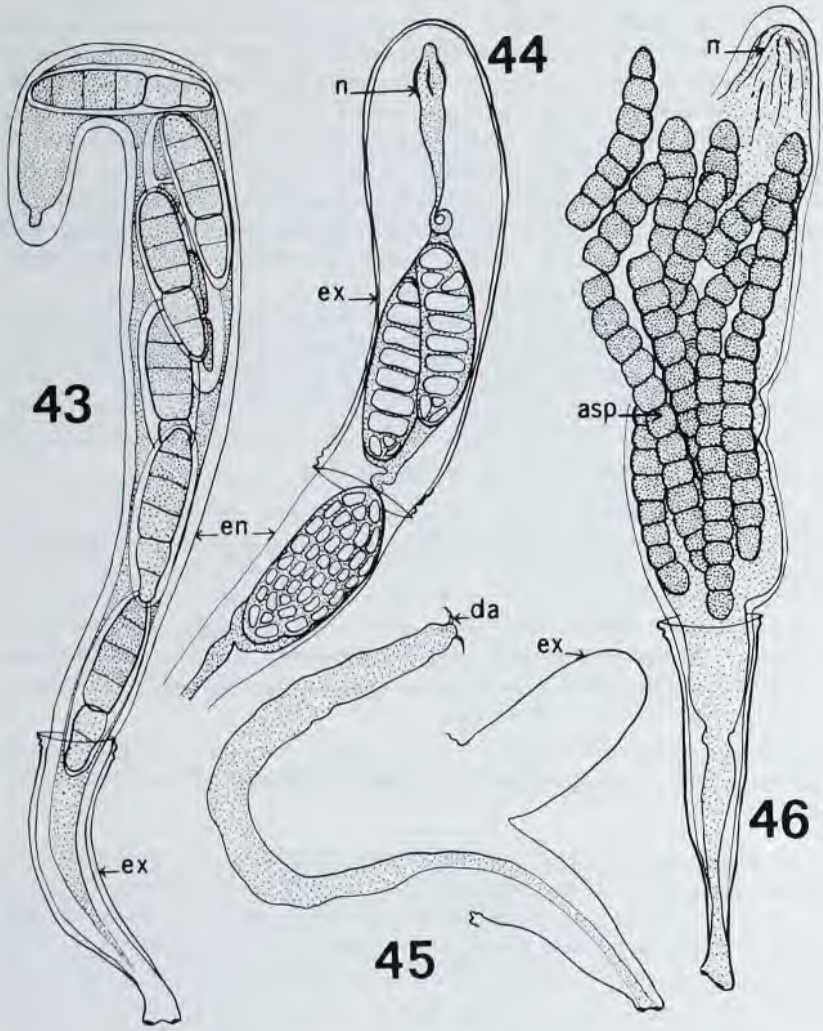


Fig. 43 à 46 : Mode de déhiscence par «jack-in-box» chez les Bituniqués

Fig. 43. — *Pleomassaria* sp. (sans coloration) : l'endoascus (en) est resté fixé à l'exoascus (ex) dans la partie basale de l'asque, tandis que sa partie sommitale s'est allongée et a surgi, entraînant l'épiplasme et les ascospores phragmiées brunes.

Fig. 44. — *Pleospora elynae* (coloration au bleu C4B) : l'endoascus (en) reste fixé à l'exoascus (ex) dans la partie sommitale de l'asque; ascospores vues de face et de profil. Noter la présence d'une nasse apicale (n) au sommet de l'épiplasme.

Source : MNHN, Paris

Fig. 45. — *Botryosphaeria* sp. (sans coloration) : l'endoascus a difflué sauf au sommet de l'épiplasme où persiste la partie lamelleuse de son dôme (da); l'exoascus (ex) ne s'est pas rompu totalement.

Fig. 46. — *Sporormia fimetaria* (coloration par la solution iodo-iodurée) : après la déhiscence par «jack-in-box», l'endoascus et l'épiplasme se déchirent, permettant la libération des ascospores scolécosporées brunes, qui se désarticulent (asp). Noter la présence d'une nasse apicale (n) au sommet de l'épiplasme, formée de nombreuses baguettes fines et plus ou moins discontinues.

Botryosphaeria gregaria et le *Venturia rumicis* où il apparaît d'abord sous forme de plaques, qui se soudent ensuite en une couche continue. L'hypothèse de cet auteur, pensant que le film interne est en fait un dépôt granuleux (ou parfois homogène) sur la face externe du plasmalemme, est corroborée par l'examen au microscope électronique que nous avons fait sur les asques du *Pleospora herbarum*. En effet, chez cette espèce, le plasmalemme de l'épiplasme bourgeonne vers l'extérieur des petites masses de taille variable; l'épaississement ainsi produit correspond vraisemblablement au «film interne» (Pl. I, fig. 2) observé en microscopie optique, par CHADEFAUD et également par JANEX-FAVRE (1970), chez divers Pyrénolichens, et par nous-mêmes (fig. 57, f).

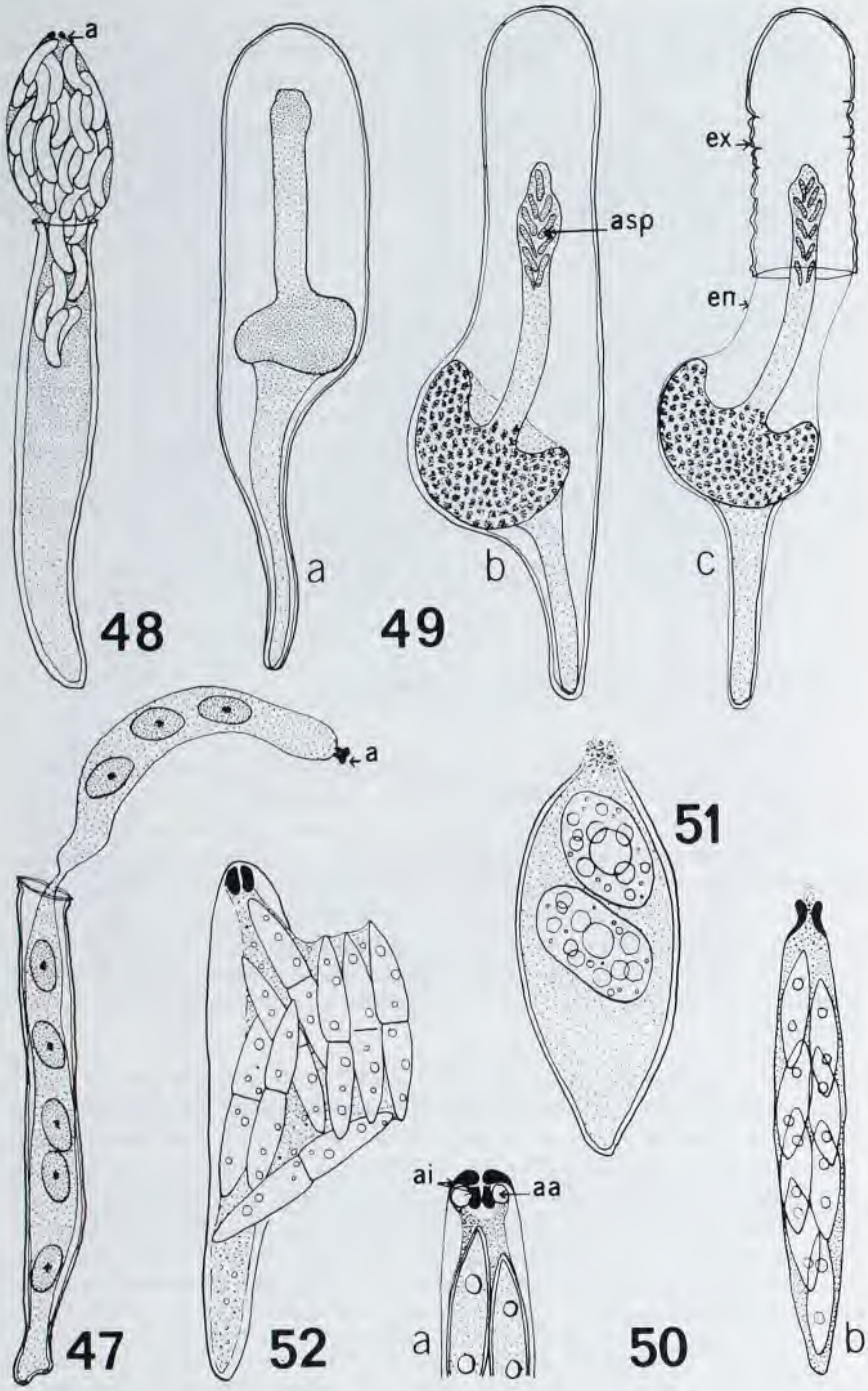
2. LES PYRENOMYCETES UNITUNIQUES

Chez ceux-ci, la paroi est plus simple que chez les Bituniqués (SCHRANTZ, 1970; GRIFFITHS, 1973; SCHRANTZ et BOISSIERE, 1974) : l'exoascus est réduit à une couche unique, mince et sinueuse, granulo-fibrilleuse, pelucheuse chez certaines espèces; l'endoascus, plus épais, est formé par des fibrilles, lâches et flexueuses, dont l'orientation permet de distinguer une couche externe où elles sont parallèles au plasmalemme et une couche interne où elles lui sont au contraire perpendiculaires (*Xylaria polymorpha*). Mais l'endoascus peut également être formé de granules (*Ceratostomella ampullusca*) ou à la fois de granules et de fibrilles (*Hypoxylon multiforme, Quaternaria quaternata* et *Diaporthe eres*).

Chez le *Sordaria fimicola* (REEVES, 1971), il n'y a même plus de limite nette entre les deux couches de la paroi ascale, mais une simple différence de densité des fibrilles. Il en va de même chez l'*Hypoxylon fragiforme*, ce qui a même amené GREENHALGH et EVANS (1967) à rejeter les termes d'exoascus et d'endoascus et à admettre que la paroi a une structure réellement unituniquée. Cette opinion a plus ou moins été reprise par GRIFFITHS (1973) qui pense, d'après les sept espèces qu'elle a étudiées, que même lorsque deux couches sont distinctes, elles ne peuvent être assimilées aux deux couches caractéristiques des Bituniqués.

Par contre, SCHRANTZ (1970), chez le *Xylaria polymorpha*, a remarqué que les asques jeunes présentent une structure réellement bituniquée, l'exoascus

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Fig. 47 à 52 : Divers modes de déhiscence chez les Unituniqués

Fig. 47. – *Caudospora taleola* (coloration à l'encre Waterman noire): «pseudo-jack-in-box» dans un asque sub-adulte; seul l'épiplasme a surgi de l'asque, non l'endoascus; il a entraîné les ascospores, qui sont encore unicellulaires. Noter la présence d'un anneau chitinoïde (a) au sommet de l'épiplasme.

Fig. 48. – *Diatrypella* sp. (coloration par la solution iodo-iodurée): «pseudo-jack-in-box» dans un asque adulte contenant de nombreuses ascospores allantoïdes. Petit anneau amyloïde (a).

Fig. 49. – *Pleurage* sp. (coloration au bleu C4B): déhiscence par «jack-in-box», exceptionnelle chez les Unituniqués.

a : formation d'une hernie cytoplasmique chez un asque jeune;

b : idem, chez un asque plus âgé : la plupart des ascospores migrent dans cette hernie, mais certaines (asp) demeurent disposées en ordre distique au sommet de l'épiplasme;

c : rupture de l'exoascus (ex) au niveau de la hernie et persistance de l'endoascus (en) autour de l'épiplasme.

Fig. 50 – *Nectriella rousseliana* (coloration à l'encre Waterman bleu-noir).

a : sommet d'asque avec anneau inférieur (ai) double et chitinoïde et anneau supplémentaire amyloïde (aa);

b : évagination du sommet de l'asque.

Fig. 51. – *Erysiphe lamprocarpa* (coloration à l'encre Waterman noire): rupture simple du sommet de l'asque.

Fig. 52. – *Gnomonia leptostyla* (coloration au rouge congo): déhiscence latérale de l'asque.

étant plus ou moins détaché de l'endoascus dont le sépare un vide, qui ensuite disparaît lorsque les asques deviennent adultes. Cela indiquerait que les asques unituniqués dérivent d'asques bituniqués et que leur paroi a subi une évolution régressive.

Quoi qu'il en soit, au stade adulte, les deux tuniques, lorsqu'elles existent, ne sont plus séparables, ce qui interdit le phénomène de déhiscence par jack-in-box. Toutefois, des figures quelque peu semblables à ce dernier peuvent également être observées chez les Unituniqués; mais il s'agit de la déhiscence que nous avons qualifiée (PARGUEY-LEDUC et CHADEFAUD, 1963) de faux Jack-in-box ou pseudo-jack-in-box. En effet, des observations précises ont montré que, contrairement aux apparences, c'est l'ensemble de l'exoascus et de l'endoascus, solidaires, qui se rompent circulairement lorsque l'asque devient adulte et que seul l'épiplasme (plus les ascospores qu'il contient) surgit par turgescence. Nous en avions déjà donné quelques exemples (PARGUEY-LEDUC et CHADEFAUD, 1963), et nous avons observé ce phénomène depuis chez le *Caudospora taleola* (fig. 47) et chez un *Diatrypella* (fig. 48). Toutefois, chez un *Pleurage* polysperme, nous avons constamment observé un curieux phénomène de rupture

Source : MNHN, Paris

de l'asque, qui peut d'ailleurs se produire avant la formation des ascospores. La partie médiane de l'épiplasme se contracte fortement (fig. 49 a) en entraînant la plupart des ascospores (fig. 49 b et Pl. IV, fig. 1) qui se disposent irrégulièrement dans cette hernie; seules quelques unes (asp) demeurent au sommet où elles conservent leur ordre distique. Par suite de la pression de plus en plus grande exercée par la hernie qui grossit, l'exoascus (ex) se rompt circulairement à ce niveau et se rétracte en se plissant, tandis que le volumineux endoascus (en) persiste autour de l'épiplasme (fig. 49 c). Il s'agit donc bien d'une véritable déhiscence par Jack-in-box, tout à fait exceptionnelle chez les Unituniqués. Elle peut indiquer qu'au moins chez un certain nombre d'entre eux, la structure de la paroi est encore réellement bituniquée.

Au point de vue de la composition chimique de la paroi des asques, des précisions ont été données chez le *Xylaria polymorpha* par SCHRANTZ et BOISSIERE, en 1974. L'exoascus, fortement coloré par le protéinate d'argent, disparaît complètement après passage dans l'eau bouillante et peut être précipité sous forme d'un manno-galacto-glucane. L'endoascus est formé par une trame spongieuse, qui gonfle fortement après passage dans l'eau bouillante mais disparaît dans la potasse, ce qui indique la présence d'un glucane. Dans cette trame, des fibrilles lâches, en réseau, faiblement colorées par le protéinate d'argent, deviennent plus apparentes et plus colorables après l'hydrolyse.

IV. L'APPAREIL APICAL DES ASQUES

Il a fait l'objet de nombreux travaux de la part de CHADEFAUD (depuis 1940) et de ses élèves (BELLEMERE, 1960, 1967, 1969, 1971 et 1975; JANEX-FAVRE, 1964, 1970, 1974, 1975; LETROUIT-GALINOU, 1966, 1970, 1971, 1973; LETROUIT-GALINOU et LALLEMANT, 1971; MAGNE, 1946; PARGUEY-LEDUC, 1959, 1961, 1963, 1967, 1970, 1972, 1973, 1974 et 1975; SCHRANTZ, 1960, 1970, 1971 et 1974).

Nous ne reviendrons donc pas en détail sur toutes les structures fines de cet appareil apical, mais n'en rappellerons que les plus communément rencontrées chez les Pyrénomycètes.

On a déjà vu que d'après leurs asques ces Champignons se rattachent, soit au type «nassascé», soit au type «annellascé», mais qu'aucun de ceux qui ont été étudiés jusqu'ici ne semble se rattacher au type «archaeascé».

1. L'APPAREIL APICAL DES NASSASCÉS ET SA NASSE APICALE

En principe, les Nassascés sont aussi des Bituniqués. Toutefois la nasse apicale qui les caractérise n'est pas distincte chez tous les Bituniqués.

Étant des Bituniqués, les Nassascés ont, comme on l'a vu, un endoascus stratifié. On retrouve cette structure dans la partie sommitale de l'asque, où il

Source : MNHN, Paris

s'épaissit considérablement en un «dome apical» lamelleux et à bandes rayonnantes (Pl. II, fig. 1 et 2). Du côté interne, ce dôme est percé en son centre d'un «oculus», où vient se loger un diverticule de l'épiplasme fréquemment coiffé par une nasse apicale, mais cet oculus ne le traverse pas complétement.

L'aspect stratifié du dôme apical (da) a été observé plusieurs fois en microscopie optique par CHADEFAUD (1969) chez le *Botryosphaeria gregaria*, où le dôme se prolonge jusque dans le pied de l'asque et chez le *Gloniopsis levantica* et le *Pleospora herbarum*. Il l'a été aussi par JANEX-FAVRE (1970) chez deux Pyrénolichens : le *Pyrenula nitida* et un *Porina* africain, et par nous-mêmes (fig. 38 et 58). Ses strates ont été particulièrement mises en évidence par FUNK et SHOEMAKER (1967) qui, après avoir fait agir de la potasse sur les asques des *Botryosphaeria picea*, *B. quercuum* et *Pleospora herbarum*, ont pu les séparer les unes des autres. Ces auteurs pensent que cette stratification permet l'élongation de l'endoascus, lors du phénomène de déhiscence par Jack-in-box, les strates glissant les unes sur les autres.

La nasse apicale, décrite et nommée pour la première fois par CHADEFAUD en 1942, est caractéristique du type nassascé. Elle est très répandue chez les Pyrénomycètes bituniqués mais peut aussi manquer. Visible par sa simple réfringence, qui peut être renforcée par montage dans le réactif iodo-ioduré, elle devient particulièrement nette après coloration par le bleu C4B. Elle est fondamentalement constituée par 4 baguettes, garnies ou non de granulations, et rattachées au sommet de l'oculus par des systèmes variables (cadre quadrangulaire, ménisque, disque, entonnoir, etc...). Ces baguettes sont probablement différenciées dans le plasmalemme du diverticule sommital épiplasmique, mais elles se prolongent vers le bas en dehors de celui-ci, et elles peuvent alors se ramifier et s'anastomoser.

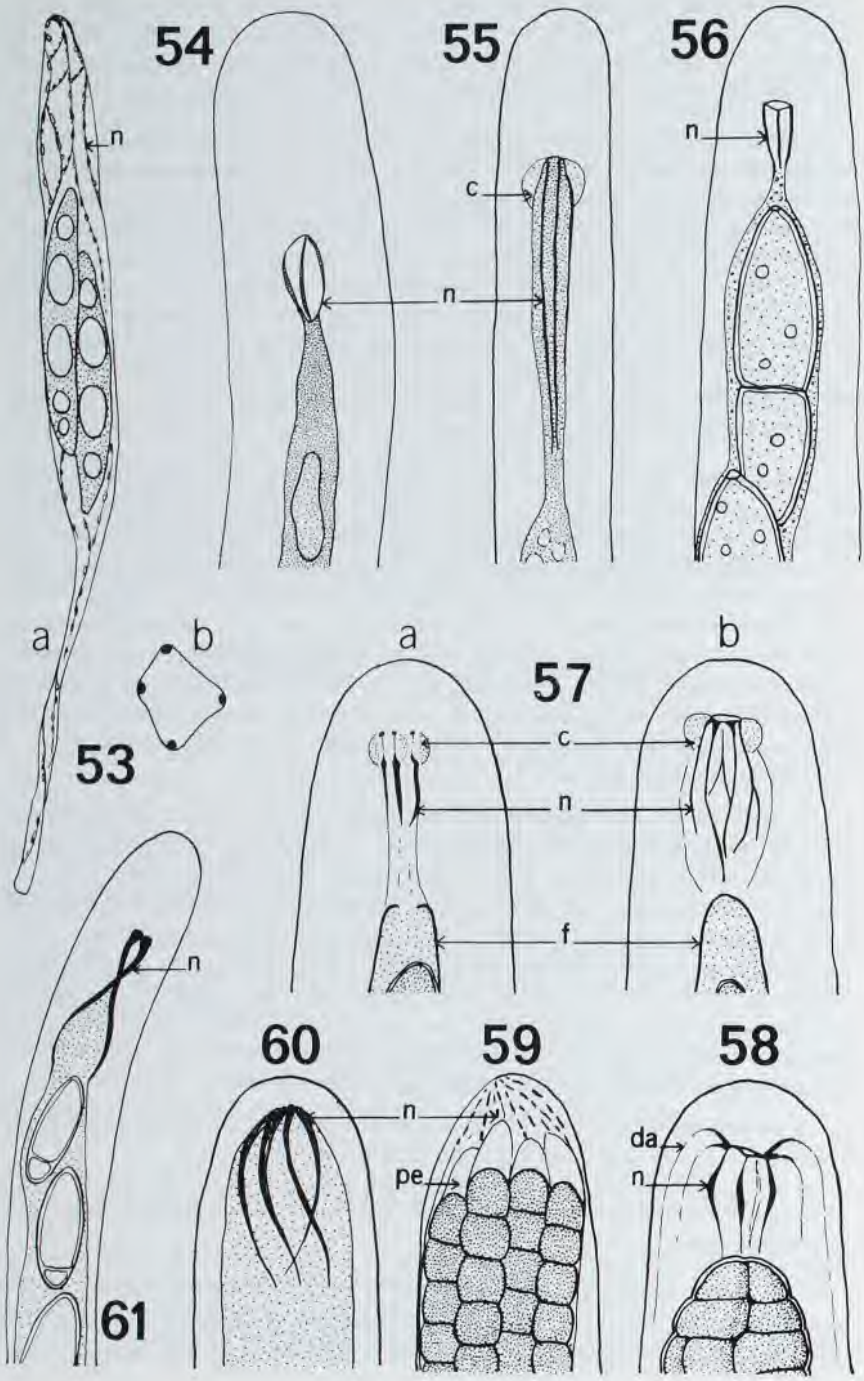
L'aspect de la nasse apicale est très variable chez les Pyrénomycètes nassascés, chez lesquels on peut distinguer plusieurs variantes. Mais celles-ci ne peuvent en aucun cas servir de base à une classification, car la nasse peut prendre des aspects différents dans une même espèce. Ainsi, chez le *Trichodelitschia munkii*, les 4 baguettes peuvent être simples et longues (fig. 55) ou simples et courtes, ou renflées et courtes (PARGUEY-LEDUC, 1974); il en va de même chez le *Sporormia minima*, où la nasse est soit simple (fig. 57 a et Pl. III, fig. 1), soit en réseau (fig. 57 b); chez le *Pleospora herbarum* la nasse est formée par des baguettes renflées dans leur partie médiane (fig. 58 et Pl. III, fig. 2) qui peuvent être prolongées vers le bas par un réseau plus ou moins net.

On notera aussi que l'aspect de la nasse peut dépendre de l'état de l'asque, notamment du degré de turgescence de l'épiplasme.

Les différents types de nasse apicale que nous ayons rencontrés peuvent se grouper ainsi :

a) Nasse apicale (n) particulièrement bien développée chez le *Bertia moriformis* (fig. 53 a) où les 4 baguettes garnies de granules et torsadées se prolongent jusque dans le pédicelle de l'asque (CHADEFAUD, 1960);

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Fig. 53 à 61 : L'appareil apical des Nassascés

Fig. 53. — *Bertia moriformis* (coloration par la solution iodo-iodurée).
a : asque adulte : nasse apicale (n) particulièrement bien développée, garnie de granules et s'étendant jusqu'à la base de l'asque;
b : coupe optique d'un asque montrant les quatre baguettes de cette nasse qui sous-tendent la paroi, de sorte que le corps de l'asque est plus ou moins quadrangulaire, avec une baguette à l'intérieur de chaque angle (d'après CHADEFAUD, 1960).

Fig. 54. — *Otthia* sp. (coloration par la solution iodo-iodurée): nasse apicale (n) à 4 baguettes courtes et simples.

Fig. 55. — *Trichodelitschia munkii* (coloration au vert Visba). Nasse apicale (n) simple, à 4 baguettes qui peuvent être assez allongées et qui prennent naissance dans un coussinet (c) faiblement colorable.

Fig. 56. — *Microthelia fusispora* (coloration par la solution iodo-iodurée). Nasse apicale (n) à 4 baguettes simples, fixées au sommet aux angles d'un cadre quadrangulaire.

Fig. 57. — *Sporormia minima* (coloration au bleu C4B).
a : nasse apicale (n) à 4 baguettes, reliées par des fins tractus à des granules; ces derniers sont noyés dans un coussinet (c) coloré en rose.
b : les baguettes de la nasse apicale (n), nées dans le coussinet (c) se bifurquent vers le bas, puis s'anastomosent en un réseau.
Noter la présence d'un film interne colorable (f) autour de l'épiplasme.

Fig. 58. — *Pleospora herbarum* (coloration par la solution iodo-iodurée). Nasse apicale (n) à 4 baguettes courtes et renflées dans leur partie médiane. Noter la stratification du dôme apical (da).

Fig. 59. — *Sporormia fimetaria* (coloration au bleu C4B). Nasse apicale (n) formée de nombreuses baguettes discontinues, au-dessus des périspores (pe) des ascospores.

Fig. 60. — *Ophiobolus acuminatus* (coloration au vert Janus).
Nasse apicale (n) à 4 baguettes torsadées (d'après CHADEFAUD, 1955).

Fig. 61. — *Dothidella ulmi* (coloration par le bleu C4B). Nasse apicale (n) à 2 baguettes partant de deux boutons terminaux; ascospores hyalines à deux cellules inégales.

b) Nasse apicale simple, formée de 4 baguettes droites, plus ou moins longues, et non renflées (Pl. III, fig. 1). Chez un *Otthia* africain, la nasse apicale (n) est remarquablement simple : quatre baguettes minces et courtes partent d'un point unique à l'extrémité de l'épiplasme (fig. 54). Chez le *Trichodelitschia munkii*, les baguettes peuvent être beaucoup plus longues; elles prennent naissance dans un coussinet (c) qui coiffe l'extrémité de l'épiplasme (fig. 55). Chez le *Microthelia fusispora*, elles sont courtes et rattachées aux angles d'un cadre quadrangulaire (fig. 56). Chez le *Sporormia minima*, (fig. 57 a et Pl. III, fig. 1), chacune des quatre baguettes est reliée vers le haut, par l'intermédiaire d'un

Source : MNHN, Paris

fin tractus, à un granule; l'ensemble de ces tractus et granules est noyé dans un coussinet (c) qui rappelle celui du *T. munkii* et se colore curieusement en rose par le bleu C4B, alors que le reste de l'appareil apical devient typiquement bleu.

c) Nasse apicale (n) à baguettes renflées dans leur partie médiane, ce qui donne à l'extrémité de l'épiplasme l'aspect d'une tête de *Taenia* (fig. 2 e, 41, 44, 58 et Pl. III, fig. 2).

d) Nasse apicale (n) à 4 baguettes torsadées (fig. 60).

e) Nasse apicale (n) formée par de nombreuses baguettes fines et plus ou moins discontinues, formant une sorte de passoire au-dessus des ascospores (fig. 46 et 59).

f) Nasse apicale (n) formant un réseau : les baguettes se bifurquent et s'anastomosent entre elles (fig. 57 b).

g) Nasse apicale (n) réduite à 2 baguettes, observable à côté de nasses typiques à 4 baguettes, chez le *Dothidella ulmi* (fig. 61). Ces baguettes partent de deux boutons terminaux; elles sont torsadées et s'entrecroisent.

L'organisation de l'extrémité des asques du type nassascé est, comme nous venons de le voir, relativement simple, ce qui semblerait indiquer que le groupe des Pyrénomycètes bituniqués-nassascés est assez peu évolué. Il n'en va pas de même pour le groupe des Annellascés que nous allons étudier maintenant et où l'appareil apical est très complexe.

2. L'APPAREIL APICAL DES ANNELLASCÉS ET SON ANNEAU APICAL

En principe, ce type d'appareil apical est caractéristique des Pyrénomycètes unituniqués, mais exceptionnellement il existe aussi chez quelques bituniqués, par exemple l'*Helminthosphaeria clavariarum* (PARGUEY-LEDUC, 1961; un *Aglaospora* indéterminé, et le *Melogramma spiniferum* (PARGUEY-LEDUC et CHADEFAUD, 1963). Sous sa forme typique, il est caractéristique par la présence de deux anneaux apicaux superposés : l'anneau supérieur et l'anneau inférieur.

Le schéma de l'appareil apical des Pyrénomycètes annellascés que nous proposons dans ce travail (fig. 62) représente une synthèse simplifiée des schémas proposés antérieurement par CHADEFAUD (1960 et 1973 a), et par PARGUEY-LEDUC et CHADEFAUD (1963), et également des photographies prises au microscope électronique, par divers auteurs, chez les espèces suivantes : l'*Hypoxylon fragiforme* (GREENHALGH et EVANS, 1967); le *Xylaria polymorpha* (SCHRANTZ, 1970); le *Sordaria fimicola* (REEVES, 1971); le *Xylaria longipes* (BECKETT et CRAWFORD, 1973); enfin les *Diaporthe eres, Nectria episphaeria, Lasiosphaeria spermoides, Ceratostomella ampullasca, Hypoxylon multiforme, Quaternaria quaternata* et *Cordyceps nutans* (GRIFFITHS, 1973).

Sur ce schéma (fig. 62), ne sont figurées que les formations les plus courantes,

Source : MNHN, Paris

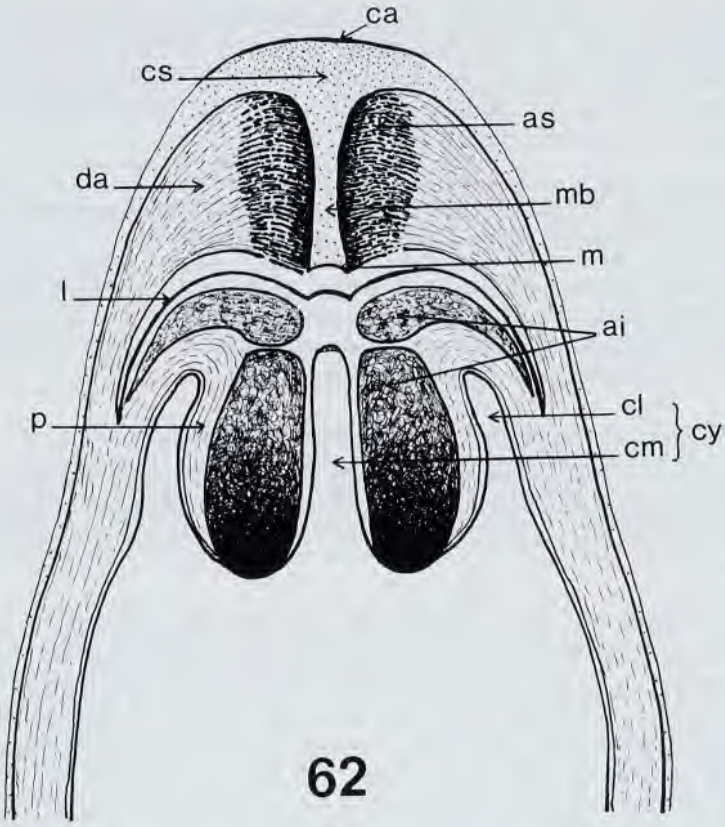


Fig. 62 : Schéma de l'appareil apical des Pyrénomycètes annellascés

ai : anneau inférieur; as : anneau supérieur;
cl : couronne épiplasmique latérale; cm : digitation épiplasmique médiane; ca : calotte apicale; cs : coussinet apical; cy : extrémité du cytoplasme de l'asque; da : dôme apical; l : lame réfringente; m : ménisque du manubrium; mb : manubrium; p : pendentif.

mais en réalité l'appareil apical des Pyrénomycètes annellascés peut comporter d'autres formations (corps ombiliqué, corps sous-apical, etc. . .) sur lesquelles nous reviendrons plus loin; en effet, bien que moins répandues, elles n'en sont pas moins intéressantes, car elles sont souvent caractéristiques de groupes bien déterminés.

a) **La paroi de l'asque au niveau de l'appareil apical.** Comme dans le cas de l'appareil apical de type nassascé, les deux couches principales de la paroi de l'asque se retrouvent au sommet, mais modifiées. En effet, l'exoascus, parfois

Source : MNHN, Paris

pelucheux, s'y épaissit vers l'intérieur en un coussinet apical (cs) à la partie inférieure duquel est suspendu, en son centre, un manubrium (mb) en forme de cloche (fig. 63), ou de colonne (fig. 64, 68 b, 71, 73 et 78) terminée par un épaississement concave, le ménisque (m), ou en forme de tube (fig. 69). Coussinet apical et manubrium peuvent d'ailleurs être très réduits ou même manquer (*Sordaria fimicola*, REEVES, 1971).

Contrairement à ce qu'avait cru observer CHADEFAUD, les flancs du manubrium sont en continuité avec les parties de l'appareil apical qui l'entourent, et il n'est donc pas libre entre celles-ci (GRIFFITHS, 1973).

La partie convexe de l'exoascus située au-dessus du coussinet apical a été qualifié de calotte apicale, ca (fig. 62 et 74); parfois elle tend à devenir concave et même à se loger au fond d'une invagination plus ou moins profonde, entraînant avec elle coussinet et manubrium (fig. 71 b).

b) Les constituants de l'appareil apical des Annellascés.

L'endoascus (en), fibrilleux, s'épaissit comme chez les Bituniqués dans la partie sommitale de l'asque, où il peut donner trois formations superposées, qui constituent l'appareil apical, mais ne sont en fait que rarement toutes présentes à la fois :

1. La formation occupant la partie supérieure de l'appareil apical est un dôme apical (da) lamelleux, percé en son centre, comme chez les Bituniqués, d'un oculus ou d'une chambre oculaire, cavité dans laquelle est logé le manubrium (mb). Ce dôme apical présente parfois des bourrelets annulaires (fig. 63) qui rappellent singulièrement les «bandes» de l'endoascus observées chez les Bituniqués (fig. 42 et Pl. II, fig. 1 et 2). Il peut se prolonger vers la base de l'asque en s'amincissant progressivement, ou bien au contraire se dilater, un peu en-dessous de l'appareil apical, en un bourrelet sous-apical (ba). Celui-ci délimite une chambre sous-apicale, dans laquelle l'épiplasme se termine en une tête épiplasmique (fig. 65 b et 68).

2. Sous le dôme apical, contre sa face interne, la partie médiane de l'appareil apical est représentée par une mince lame, que nous avions appelée (PARGUEY-LEDUC et CHADEFAUD, 1963) lame réfringente (l). Celle-ci avait déjà été observée antérieurement par CHADEFAUD (1942) sous le nom de «coiffe de l'épiplasme», sa partie marginale ayant été qualifiée de «manchon périapical».

Cette lame réfringente semble bien être également une différenciation de l'endoascus. En effet, SCHRANTZ et BOISSIERE (1974) après avoir traité par l'eau bouillante un apex d'asque de *Xylaria polymorpha*, constatent que l'anneau amyloïde a disparu mais que, par contre, le dôme apical, le pendentif et également le manchon périapical fibrilleux demeurent visibles, ce qui indiquerait une nature et une origine semblables.

3. Enfin, sous la lame réfringente, la partie inférieure de l'appareil apical forme, autour de l'oculus, un repli annulaire que PARGUEY-LEDUC et CHADEFAUD (1963) ont nommé le pendentif du dôme (p). Ce dernier, souvent

Source : MNHN, Paris

bien distinct en microscopie optique, est particulièrement net sur une photo prise chez le *Xylaria polymorpha*, au microscope électronique (Pl. IV, fig. 2), par SCHRANTZ (1970). Sur cette photo, il paraît fibrilleux, comme l'endoascus et il vient buter contre l'anneau inférieur, qu'en réalité il contient. Contre la lame réfringente il est élargi en un coussinet plus ou moins distinct.

c) Les anneaux de l'appareil apical

En position interne par rapport aux formations décrites ci-dessus se différencient les anneaux apicaux : l'anneau supérieur (as) au niveau du dôme apical, auquel en réalité il appartient, et l'anneau inférieur (ai) au niveau du pendentif, dans lequel il est en réalité logé. Ces deux anneaux sont séparés par la lame réfringente (l) (fig. 62 et 65). Lorsqu'un seul d'entre eux se différencie, sa position par rapport à cette lame permet de préciser s'il s'agit de l'anneau supérieur (fig. 64) ou de l'anneau inférieur (fig. 65).

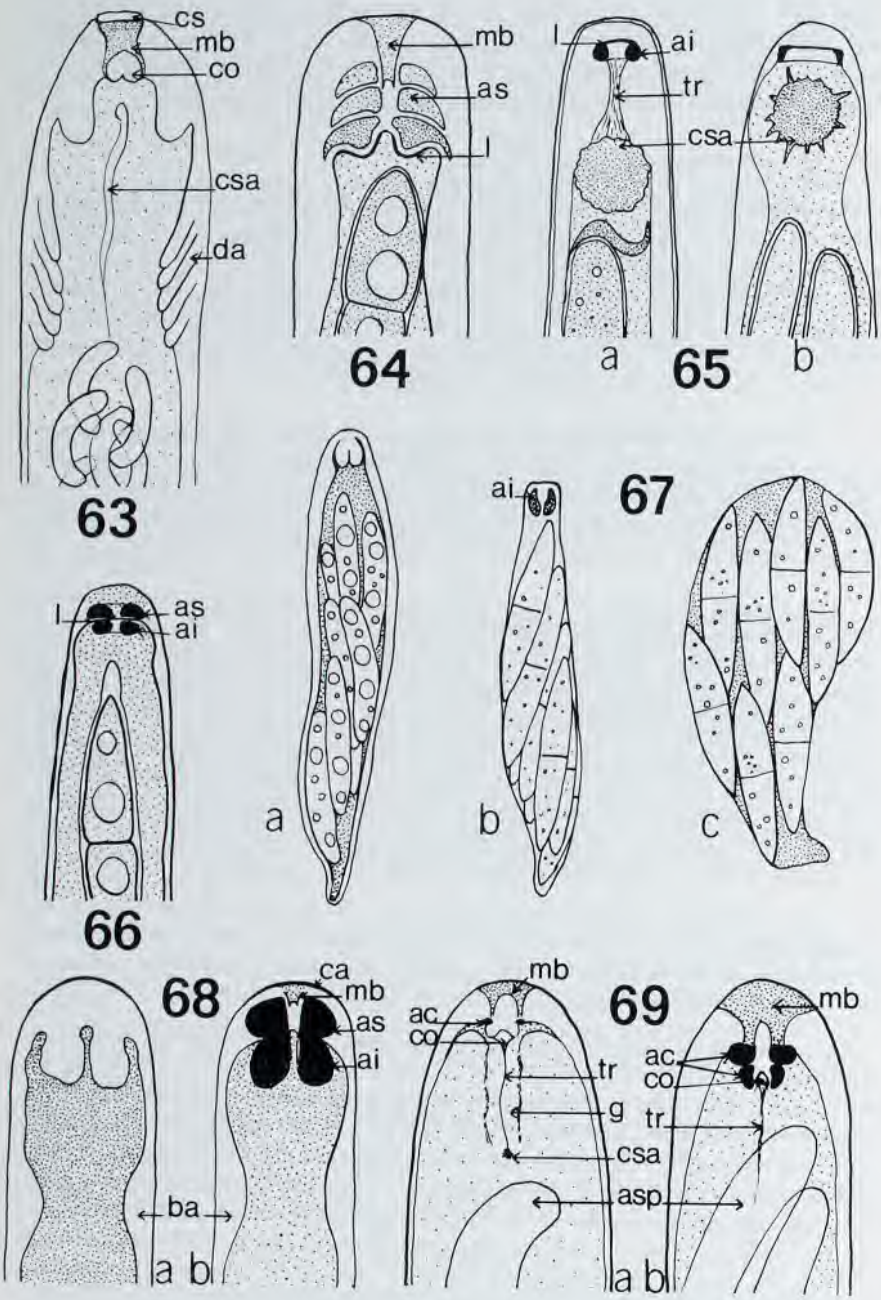
1. Tout autour de l'oculus, qu'il ménage en son centre, et où est logé en principe le manubrium, le dôme apical est annellogène; entre ses strates se déposent, et ce de façon discontinue, des substances denses aux électrons. L'empilement de ces dépôts donne naissance à l'anneau supérieur (as) ou anneau péri-oculaire, progressivement de moins en moins dense lorsqu'on s'éloigne de l'oculus.

2. L'anneau inférieur (ai) est localisé dans le pendentif, d'où le nom d'«anneau du pendentif» qui lui a été donné par PARGUEY-LEDUC et CHADEFAUD (1963). Cet anneau peut être formé de deux parties : une partie supérieure en forme de disque ou de lentille perforée en son centre, et une partie inférieure en forme de cylindre perforé, plus ou moins long et étroit. Autour de la partie inférieure, le sommet de l'épiplasme forme une couronne, qui l'enserre (fig. 62, 67 a, 68 a et 72). La présence de celle-ci laisse d'ailleurs toujours présumer celle d'un anneau, avant même qu'un colorant spécifique n'ait mis celui-ci en évidence. D'autre part, une digitation épiplasmique, parfois terminée par un ménisque épaissi, se loge dans le canal de l'anneau, au centre de la couronne (cl).

Cette structure double de l'anneau inférieur a été confirmée en microscopie électronique par REEVES (1971) chez le *Sordaria fimicola*, dont l'anneau est constitué par deux formations séparées : un collier («collar») supérieur et un anneau («ring») inférieur, tous deux à large ouverture centrale.

On sait encore peu de choses quant à l'origine et à l'ontogénie de l'anneau inférieur. Lorsqu'il est seul présent, c'est sa partie inférieure cylindrique qui se forme la première; en effet, chez le *Xylaria polymorpha* (SCHRANTZ, 1970), chez le *Quaternaria quaternata* (GRIFFITHS, 1973) et même chez le *Sordaria fimicola* (REEVES, 1971), la partie inférieure est compacte, dense aux électrons tandis que la partie supérieure présente un aspect spongieux, avec des plages transparentes, où la substance de l'anneau se mêle encore à celle du pendentif et du coussinet, ce qui indique qu'à ce niveau l'anneau est incomplètement formé (Pl. IV, fig. 2). D'après SCHRANTZ (1970) la formation de l'anneau du *Xylaria polymorpha* résulterait de l'activité de saccules en haltères que l'on trouve en abondance dans la partie terminale de l'épiplasme des jeunes

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Fig. 63 à 69 : L'appareil apical des Annellascés (suite)

Fig. 63. — *Diatrypella quercina* : appareil apical complexe, avec coussinet apical (cs) et son manubrium (mb); dôme apical (da) à bourrelets annulaires comparables aux «bandes» de l'endo-ascus observées en microscopie électronique chez les Bituniqués (fig. 42 et Pl. II, fig. 2); corps ombiliqué (co) et corps sous-apical (csa) (d'après CHADEFAUD, 1957).

Fig. 64. — *Cainia incarcerata* (coloration au rouge congo).

Anneau supérieur (as) à disques empilés chitinoïdes, seul présent, au-dessus de la lame réfringente (l); coussinet apical et manubrium (mb) légèrement colorés.

Fig. 65. — *Lasiosphaeria.*

a) *L. hispida* (coloration à l'encre Waterman noire), anneau inférieur (ai) chitinoïde, mince et largement ouvert seul présent sous la lame réfringente (l). Noter le corps sous-apical (csa) globuleux relié à l'anneau par un tractus (tr);

b) *L.* sp., idem, mais tractus absent et corps sous-apical échinulé (csa).

Fig. 66. — *Ceriophora palustris* (coloration par la solution iodo-iodurée). Anneau amyloïde double : anneaux supérieur (as) et inférieur (ai) séparés par la lame réfringente (l).

Fig. 67. — *Gnomonia leptostyla.*

a: (coloration par le bleu C4B); autour du pendentif, couronne du sommet de l'épiplasme;

b : (coloration au rouge congo); anneau apical inférieur (ai) chitinoïde et double;

c : (coloration au rouge congo); asque globuleux dépourvu d'anneau.

Fig. 68. — *Rosellinia mammiformis.*

a : (coloration au bleu BZL). Couronne épiplasmique au sommet de la chambre épiplasmique sous-apicale délimitée par le bourrelet sous-apical (ba);

b : (coloration par la solution iodo-iodurée) : anneau inférieur (ai) et supérieur (as) bien développés. Noter également la calotte apicale (ca), le coussinet apical et son court manubrium (mb).

Fig. 69. — *Valsa* sp. (coloration à l'encre Waterman noire).

a : manubrium (mb) en tube; anneau chitinoïde (ac) très petit; corps ombiliqué (co) relié à un petit corps sous-apical (csa) par un tractus (tr) entouré d'une gaine d'épiplasme différencié (g);

b : anneau inférieur chitinoïde (ac) avec ses deux parties nettes; coussinet apical et manubrium (mb) en tube; corps ombiliqué (co) et tractus (tr) le reliant à la première ascospore (asp).

asques encore dépourvus d'anneau apical. Cet anneau est d'ailleurs, à sa base, en contact direct avec le cytoplasme ascal, alors qu'il en est séparé latéralement par le pendentif.

Chez le *Xylaria longipes* (BECKETT et CRAWFORD, 1973), il se produit, au sommet de l'asque, dans la paroi épaissie et au voisinage du plasmalemme invaginé, des dépôts de matériel dense, opaque aux électrons. De leur fusion résulte la formation de l'anneau.

Source : MNHN, Paris

Mais ces résultats, encore trop fragmentaires, ne permettent pas de comprendre parfaitement le mécanisme de la formation de cet anneau, et en particulier comment il s'accroît dans sa partie supérieure, alors qu'elle est isolée du plasmalemme par la partie inférieure compacte. Par ailleurs, le mécanisme de la formation de la partie supérieure de l'anneau inférieur demeure jusqu'à maintenant inconnue, et de nouvelles recherches en microscopie électronique sont indispensables pour débrouiller ces problèmes.

En règle générale, et contrairement à ce que l'on aurait pu attendre, la structure de l'anneau apical apparaît plus simple en microscopie électronique qu'en microscopie optique, probablement parce qu'un grand nombre de constituants de l'appareil apical ne sont pas fixés par les fixateurs usuels. L'anneau peut avoir un aspect spongieux, granuleux ou, lorsqu'il s'agit de l'anneau supérieur, granulo-fibrilleux, par accumulation régulière de granules sur les strates du dôme.

d) Les types structuraux de l'appareil apical chez les Annellascés.

En se basant sur la présence ou non des diverses formations décrites précédemment (coussinet apical, manubrium, anneaux), on peut distinguer chez les Pyrénomycètes annellascés plusieurs types structuraux, mais ils ne peuvent servir de base à une classification. En effet, dans un même ordre (les Diatrypales et les Nectriales, par exemple; SCHRANTZ, 1960, CHADEFAUD, 1960), certains genres ont un anneau complet, d'autres un anneau rudimentaire, d'autres enfin n'ont pas d'anneau du tout. Cela tient à ce que, dans chaque ordre, il y a une évolution structurale, progressive ou régressive (?) de l'appareil apical. Mais un autre phénomène est aussi en jeu : chez certaines espèces, une tendance de l'appareil apical à demeurer incomplet. Ainsi, nous avons pu observer que, chez le *Gnomonia leptostyla* (FAYRET et PARGUEY-LEDUC, 1975) les asques adultes pouvaient avoir un anneau apical bien différencié (fig. 67 b) ou au contraire en être totalement dépourvus (fig. 67 c).

Dans l'ordre de complexité décroissante, on peut reconnaître les types structuraux suivants d'appareil apical chez les Pyrénomycètes unituniqués-annellascés.

1. *Anneaux supérieur et inférieur tous deux bien développés* : ce type d'anneau double complet assez fréquent a été décrit notamment par PARGUEY-LEDUC et CHADEFAUD (1963) chez le *Ceriophora palustris* où l'anneau supérieur, entourant le manubrium, est séparé de l'anneau inférieur par la lame réfringente (fig. 66) et par CHADEFAUD (1953) chez l'*Hypocopra amphisphaerioides*. Il semble que ce soit également le cas du *Rosellinia mammiformis* (fig. 68 b).

2. *Anneau supérieur seul bien développé*: situé au-dessus de la lame réfringente et entourant le manubrium, il est généralement stratifié du fait de sa formation à partir des lamelles du dôme apical (voir plus haut). Ce cas est celui que nous avons déjà figuré (PARGUEY-LEDUC et CHADEFAUD, 1963) chez le *Cainia incarcerata* (fig. 64) où l'anneau supérieur est constitué par trois éléments discoïdes superposés, en forme de cloche et de diamètre décroissant vers le haut.

Source : MNHN, Paris

3. *Anneau inférieur seul bien développé* : chez un *Valsa* (PARGUEY-LEDUC et CHADEFAUD (1963), nous avons encore pu reconnaître une ébauche d'anneau supérieur, mais non colorable. Mais dans la majorité des cas, l'anneau supérieur disparaît totalement, et seul persiste l'anneau inférieur d'ailleurs lui-même complet ou non. Ainsi :

– les deux parties de l'anneau inférieur peuvent être toutes les deux présentes; situées sous la lame réfringente, quand celle-ci est présente, elles sont développées plus bas que le manubrium, et ne l'entourent pas. En coupe optique, elles ont l'aspect, soit d'une lyre (fig. 69 b), soit d'un entonnoir (fig. 70), soit encore d'un clou (fig. 71 a et b), lorsque la partie inférieure est plus longue;

– d'autres fois, seule est bien développée la partie inférieure cylindrique (fig. 72).

4. *Anneaux supérieur et inférieur tous les deux absents*, mais coussinet apical et manubrium encore présents. Il en est ainsi chez le *Diatrype disciformis* et le *Calosphaeria princeps* (CHADEFAUD, 1960) et chez l'*Hyponectria buxi* (fig. 73). Mais, parfois, l'appareil apical est encore plus réduit : seuls demeurent visibles le dôme apical et la calotte apicale (fig. 74).

5. *Présence, sous la calotte apicale (ca), d'un bouchon apical (bo)* non colorable, ou au plus légèrement amyloïde, caractéristique, chez les Pyrénomycètes, des Clavicipitales (fig. 4 f, 8 b et 75). CHADEFAUD (1955 et 1960) pensait qu'il est formé par l'épaississement péri-oculaire du dôme apical, dans lequel devrait se différencier l'anneau apical, mais actuellement il suppose plutôt qu'il s'agit d'un anneau hypertrophié : il est en effet composé de deux masses superposées, qui seraient homologues respectivement aux anneaux supérieur et inférieur des Annellascés typiques.

DOGUET (1960) y voit également l'homologue d'un simple anneau. Mais les photographies électroniques de l'appareil apical du *Cordyceps nutans* données par GRIFFITHS (1973) montrent nettement une discontinuité entre la paroi de l'asque et ce bouchon, ce qui infirmerait l'hypothèse de son origine à partir du dôme apical, lui-même issu de l'endoascus. Pour cette raison, il ne pourrait s'agir d'un anneau supérieur. Par contre, le bouchon pourrait représenter la partie cylindrique inférieure de l'anneau inférieur; en effet, les photos montrent que, autour du canal axial, les éléments qui le composent sont de plus en plus denses aux électrons en se rapprochant du sommet; encore incomplètement formés à la base, ils tireraient donc leur origine de l'épiplasme sous-jacent. Mais, pour arriver à une conclusion sur l'origine exacte de ce bouchon, il serait nécessaire d'en suivre l'ontogénie au microscope électronique.

6. *Absence totale d'appareil apical* : aucune formation n'est plus visible : l'épiplasme occupe la totalité du sommet de l'asque jusqu'à la paroi (fig. 76). Cette disparition de l'appareil apical peut être le résultat de :

– une évolution régressive (CHADEFAUD, PARGUEY-LEDUC et BOUDIN 1966) : dans ce cas, d'autres modifications interviennent corrélativement : les

Source : MNHN, Paris

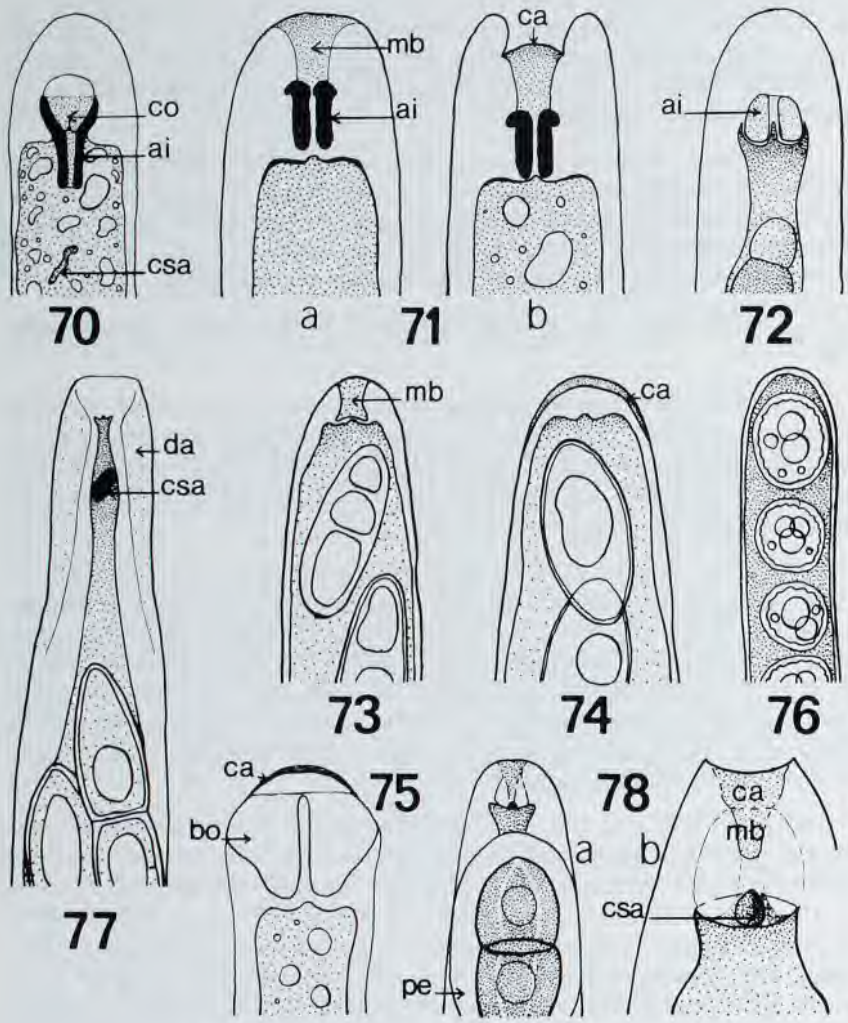


Fig. 70 à 78 : L'appareil apical des Annellascés (fin)

Fig. 70. – *Clypaeosphaeria notarisii* (coloration par la solution iodo-iodurée). L'anneau inférieur (ai) amyloïde, en forme d'entonnoir et formé de deux parties, enchasse le corps ombiliqué (co) susjacent; corps sous-apical (csa) sinueux dans l'épiplasme.

Fig. 71. – *Caudospora taleola* (coloration à l'encre Waterman noire).

a : coussinet apical et son manubrium (mb) en forme de colonne; anneau inférieur (ai) formé de deux parties et en forme de clou;

b : sommet d'asque invaginé : la calotte apicale (ca) est logée dans le fond de cette invagination.

Source : MNHN, Paris

Fig. 72. – *Melogramma spiniferum* (coloration à l'encre Waterman noire). Anneau inférieur (ai) chitinoïde réduit à sa partie inférieure cylindrique et peu coloré, et épiplasme terminé en couronne.

Fig. 73. – *Hyponectria buxi* (coloration à l'encre Waterman noire). Appareil apical réduit au coussinet apical et à son manubrium (mb), colorés en bleu.

Fig. 74. – *Glomerella artocarpi* (coloration à l'encre Waterman noire). Appareil apical réduit au dôme apical et à la calotte apicale (ca).

Fig. 75. – *Epichloe typhina* (coloration à l'encre Waterman bleue). Appareil apical transformé en un énorme bouchon apical (bo) non colorable. Calotte apicale (ca) légèrement colorée.

Fig. 76. – *Neocosmospora vasinfecta* (coloration par la solution iodo-iodurée). Suppression totale de l'appareil apical : l'épiplasme occupe la totalité de la partie sommitale de l'asque jusqu'à la paroi.

Fig. 77. – *Diaporthe* sp. (coloration au bleu C4B). Dôme apical (da) légèrement coloré et dans son oculus appareil apical non coloré; épiplasme terminé par une couronne et contenant un corps sous-apical ovoïde (csa).

Fig. 78. – *Cainia incarcerata* (coloration au bleu C4B).

a : extrémité d'asque et ascospore adulte avec sa volumineuse périspore (pe);

b : détail de l'appareil apical : dôme apical dont l'oculus est occupé par le coussinet apical (ca) et le manubrium (mb) (légèrement colorés); la digitation centrale de l'épiplasme est terminée en bas par un corps sous-apical (csa) pyriforme; l'anneau apical, non coloré, n'est pas visible.

les asques prennent une forme sub-globuleuse (fig. 24, 25, 51 et 67 c), puis globuleuse (fig. 3, 9 c, 11, 12, 13, 16, 29, 30 et 32), tandis que leur paroi devient évanescente; cas principalement de certaines Eurotiales et Érysiphales.

Cette évolution simplificatrice peut être suivie à l'intérieur même d'un genre : par exemple chez les *Cryptospora* (CHADEFAUD, 1960); chez les *Nectria* (STRIKMANN et CHADEFAUD, 1961); chez les *Gelasinospora* (CAILLEUX, 1971).

– une mutation génotypique (MANIOTIS, 1965)

– probablement aussi des conditions de culture : chez le *Gnomonia leptostyla* en effet (FAYRET et PARGUEY-LEDUC, 1975) des asques dépourvus d'appareil apical (fig. 67 c) n'ont été observés et seulement dans certains cas, qu'uniquement dans des cultures; ils n'ont jamais été retrouvés dans les échantillons prélevés dans la nature.

e) La nature chimique des anneaux de l'appareil apical.

A côté des différences de structures de l'appareil apical peuvent également, au niveau de l'anneau même, et quelqu'en soit le type, être décelées des différences d'ordre chimique, mises en évidence grâce à l'emploi de certains colorants.

Source : MNHN, Paris

On peut ainsi distinguer :

1. *des anneaux de nature «chitinoïde»*, colorables en rouge par le rouge congo et en bleu par les bleus acides contenus dans l'encre Waterman noire. C'est le cas des anneaux des Nectriales, Sordariales et Diaporthales (fig. 1 d, 7 c, 47, 52, 64, 65, 67 b, 69, 71 et 72). Il n'est pas certain que ces anneaux soient réellement formés de chitine.

2. *des anneaux de nature «amyloïde»*, également colorables en bleu, mais par la solution iodo-iodurée. Ils se rencontrent essentiellement chez les Hyponectriales, les Diatrypales et les Xylariales (fig. 28, 31, 48, 66, 68 b et 70). SCHRANTZ et BOISSIERE (1974) ont confirmé la nature amyloïde de l'anneau du *Xylaria polymorpha* en faisant agir l'eau bouillante sur les asques et en observant le résultat au microscope électronique : les substances amyloïdes étant solubles, l'anneau disparait totalement tandis que demeurent les parois de l'asque et les formations qui en dérivent (voir plus haut).

3. *des anneaux mixtes*, dont une partie est chitinoïde, l'autre amyloïde. Un exemple assez remarquable en est fourni par le *Nectriella rousseliana* (fig. 50 a), chez lequel l'anneau supérieur est absent et l'anneau inférieur (ai), chitinoïde et double est tout à fait typique, avec une partie supérieure en forme de ménisque et une partie inférieure cylindrique. Autour de celle-ci se différencie un anneau supplémentaire, simple et amyloïde (aa), toutefois pourvu d'une marge extérieure qui demeure incolore aussi bien avec la solution iodo-iodurée qu'avec l'encre, et qui par conséquent serait d'une nature très différente de celle des autres anneaux.

Certaines parties de l'anneau peuvent être à la fois chitinoïdes et amyloïdes : c'est le cas de l'élément discoïde inférieur de l'anneau du *Cainia incarcerata*, ce qui nous avait amenés à penser (PARGUEY-LEDUC et CHADEFAUD, 1963) que, sur une matrice non colorable, se développerait ensuite une partie corticale d'abord chitinoïde, ensuite amyloïde.

4. *des anneaux à coloration aberrante* qui, au lieu de se colorer en bleu par la solution iodo-iodurée, se colorent en brun. Nous avons observé ce type d'anneau chez deux Xylariales : un *Rosellinia* africain et l'*Hypoxylon serpens* (PARGUEY-LEDUC, 1972); on le retrouve également chez le *Leptospora spermoides* (CHADEFAUD, 1942 et 1960; CHADEFAUD et NICOT, 1957) et chez certains *Valsa* (PARGUEY-LEDUC et CHADEFAUD, 1963). Il est probablement formé d'un glucide voisin des substances amyloïdes, mais cela n'a pas été démontré.

Après avoir étudié plusieurs types d'anneaux apicaux en microscopies optique et électronique, GRIFFITHS (1973) pense que le matériel transparent aux électrons serait celui qui se colore par l'encre, donc de nature chitinoïde, tandis que la réaction amyloïde se ferait sur le composant dense aux électrons.

Chez les Pyrénomycètes, l'anneau apical ne semble guère jouer de rôle lors de la déhiscence de l'asque. Toutefois, GREENHALGH et EVANS (1967) pensent que l'appareil apical joue le rôle d'une valve : quand la pression augmente dans

Source : MNHN, Paris

l'asque, il se produit une rupture au point de moindre résistance, c'est à dire dans la région axiale et l'anneau se retourne vers l'extérieur. Nous avons parfois vu cette évagination (fig. 50 b), mais n'avons jamais observé le passage des ascospores au milieu de l'anneau, qui devrait alors être fortement élastique pour le permettre. D'autre part, chez beaucoup de Discomycètes inoperculés, l'asque s'ouvre au sommet par un pore arrondi autour duquel l'anneau apical semble jouer le rôle d'un sphincter.

La déhiscence des asques des Pyrénomycètes unituniqués-annellascés se fait en principe par une simple déchirure ou rupture de la partie apicale de l'asque (fig. 51), mais également parfois par une déchirure latérale (fig. 52), comme nous l'avons observé constamment chez le *Gnomonia leptostyla* (FAYRET et PARGUEY-LEDUC, 1975). Il peut aussi se produire une gélification des parois; c'est la règle chez diverses Xylariales. Enfin, nous avons vu plus haut que les asques unituniqués pouvaient présenter un «pseudo-jack-in-box» (fig. 47 et 48) et même exceptionnellement un véritable jack-in-box : cela a été observé chez un *Aglaospora* et le *Melogramma spiniferum* (PARGUEY-LEDUC et CHADEFAUD, 1963) et chez un *Pleurage* (fig. 49 et Pl. IV, fig. 1).

f) Les formations accessoires de l'appareil apical des Pyrénomycètes annellascés.

A côté des formations les plus courantes de l'appareil apical, dont nous avons parlé jusqu'ici, sont également visibles, du moins chez diverses espèces, un certain nombre de formations beaucoup moins fréquemment ou moins facilement observables. Ainsi :

1. *un corps ombiliqué* (co) s'observe dans l'appareil apical de nombreuses Diatrypales (fig. 63), chez des *Valsa* (fig. 69) et chez le *Clypaeosphaeria notarisii* (fig. 70). En forme de coeur renversé, il est situé sous le manubrium qui peut d'ailleurs l'enchâsser par des expansions (fig. 63). Il remplit le canal de l'anneau inférieur, qui est élargi pour le contenir. Aux proportions près, ce corps ombiliqué rappelle curieusement le bouchon apical des Clavicipitales (même forme, même position, absence de colorabilité); mais l'origine de ces deux formations étant jusqu'ici mal connue, il est difficile de tenter entre elles un rapprochement quelconque.

2. parfois l'appareil apical, et plus précisément le corps ombiliqué, est relié, à travers l'épiplasme sous-jacent, à la première ascospore, par un *tractus* sous-apical (tr) (fig. 65 a et 69), granuleux ou non, qui peut être entouré par une gaine épiplasmique, g (fig. 69 a).

3. ce tractus peut se rattacher, soit à la première ascospore, asp : fig. 69 b, soit à un *corps sous-apical (csa)*, de taille et de formes variées, caractéristiques de certains genres : il est sphérique, lisse ou échinulé, chez les Sordariales (fig. 65 a et b); en forme de pivot chez le *Gaumannomyces graminis* (CHADEFAUD, 1960); ovoïde chez un *Diaporthe* sp. (fig. 77); pyriforme chez le *Cainia incarcerata* (fig. 78); sinueux chez *Clypaeosphaeria notarisii* (fig. 70).

Source : MNHN, Paris

4. il faut enfin noter la présence d'une *calotte épiplasmique* qui double parfois intérieurement la lame réfringente; de nature épiplasmique, elle peut même se détacher de la partie sommitale interne de l'épiplasme et «tomber» dans celui-ci, comme cela s'observe chez le *Quaternaria quaternata* (CHADEFAUD, 1973 a).

L'unique but du travail que nous venons de présenter a été de tenter une récapitulation, pour les Pyrénomycètes seulement, des différents types d'asques et plus précisément leurs différents modes de formation et ceux de leurs ascospores; de plus, nous avons rappelé, à la lumière des récentes données en microscopie électronique, la nature de leur paroi; enfin, nous avons détaillé les différentes formations qui peuvent entrer dans la composition de leur appareil apical.

Nous n'aborderons pas ici les problèmes d'ordre systématique qui se posent à propos des asques, d'autant plus que les caractères de ceux-ci permettent difficilement, à eux seuls, d'établir une classification valable des Pyrénomycètes. Nous renvoyons donc aux classifications antérieures qui faisaient appel à la fois aux caractères des asques et à la nature des ascocarpes (CHADEFAUD, 1960, 1971 et 1973 a et PARGUEY-LEDUC, 1966 et 1967; 1967, 1970, 1972 et 1973.

ESPECES FIGURÉES

Bertia moriformis (Tode) de Not.	fig. 4 c et d et 53
Botryosphaeria sp.	fig. 38 et 45
Cainia incarcerata (Desm.) von Arx et Müller	fig. 64 et 78
Caudospora taleola (Fr.) Starback	fig. 47 et 71
Ceratocystis major (Van Beyma) Cl. Moreau	fig. 30
Ceratocystis moniliformis Hedge	fig. 10 a et 11
Ceratocystis ulmi (Buisman) Cl. Moreau	fig. 10 c
Ceratostomella fimbriata (Ell. et Hals.) Elliot	fig. 32
Ceriophora palustris (B. et Br.) v. H.	fig. 66
Clypaeosphaeria notarisii Fuckel	fig. 70
Delitschia myriaspora Breton et Faurel	fig. 27
Diaporthe sp.	fig. 77
Diatrypella sp.	fig. 28 et 48
Diatrypella quercina (Pers. ex Fr.) Cooke	fig. 63
Dothidella ulmi (Duv.) Winter	fig. 61
Epichloe typhina (Pers. ex Fr.) Tul.	fig. 4 c et d, 8 b et 75
Erysiphe lamprocarpa Lev.	fig. 24 et 51
Eurotium repens de Bary	fig. 16
Faurelina fimigenes Locquin-Linard	fig. 9 c, 10 d et 13
Glomerella artocarpi Del.	fig. 74

Source : MNHN, Paris

Gnomonia leptostyla (Fr.) Ces. et de Not.	fig. 1c, 52 et 67
Helminthosphaeria clavariarum (Desm.) Fuck. ap. Munk	fig. 7c
Hypocrea sp.	fig. 7d
Hyponectria buxi (Desm.) Sacc.	fig. 73
Hypoxylon rubiginosum Pers. ex Fr.	fig. 35
Lasiosphaeria hispida (Tode) Fuck.	fig. 65a
Lasiosphaeria sp.	fig. 65b
Leptosphaerulina gaumanni (Müll.) Wehm.	fig. 39
Limacinula theae Syd. et Butl.	fig. 42
Melogramma spiniferum (Wall.) de Not.	fig. 72
Microascus trigonosporus Emmons et Dodge	fig. 10b et 12
Microthelia fusispora (Syd.) Müller	fig. 2d et e, 17 et 56
Monascus sp.	fig. 20
Mycosphaerella latebrosa Cooke	fig. 40c
Mycosphaerella maculiformis (Pers.) Schroet.	fig. 19
Mycosphaerella mimosicola P. Henn.	fig. 40b
Mycosphaerella pachyasca R. Ost.	fig. 40a
Myriangium duriaei Mont. et Berk.	fig. 3b et c et 29
Nannizzia gypsea (Nannizzi) Stockdale	fig. 33 et 37
Nectriella rousseliana (Mont.) Sacc.	fig. 50
Neocosmospora vasinfecta Smith	fig. 76
Ophiobolus acuminatus (Sow. ex Fr.) Duby	fig. 60
Otthia sp.	fig. 54
Phyllactinia corylea Pers.	fig. 5, 14, 15 et 25
Pleomassaria sp.	fig. 43
Pleospora elynae Ces. et de Not.	fig. 21 et 44
Pleospora herbarum (Pers.) Rabenh.	fig. 58, Pl. I, fig. 1 et 2, Pl. II, fig. 1 et 2 et Pl. III, fig. 2
Pleurage sp.	fig. 49 et Pl. IV, fig. 1
Podospora anserina (Ces.) Niessl.	fig. 26
Poronia punctata (L. ex Fr.) Fr.	fig. 36
Pseudovalsa lanciformis (Fr.) Ces. et de Not.	fig. 23
Pyrenophora sp.	fig. 18
Pyxidiophora asterophora (Tul.) Lindau	fig. 1d
Quaternaria quaternata (Pers. ex Fr.) Schr.	fig. 31
Rosellinia mammiformis (Pers. ex Fr.) Ces. et de Not.	fig. 68
Sordaria fimicola (Rob.) Ces. et de Not.	fig. 22
Sporormia minima Awd.	fig. 57 et Pl. III, fig. 1
Sporormia fimetaria de Not.	fig. 46 et 59
Trichodelitschia munkii Lundquist	fig. 55
Valsa sp.	fig. 69
Valsaria insitiva Ces. et de Not.	fig. 41
Xylaria polymorpha (Pers. ex Fr.) Grev.	fig. 34 et Pl. IV, fig. 2

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

ANDRUS C. F. & HARTER L. L., 1933 — Morphology of reproduction in *Ceratostomella fimbriata*. *J. Agric. Res.* 46 : 1059-1078.

ANDRUS C. F. & HARTER L. L., 1937 — Organisation of the unwalled ascus in two species of *Ceratostomella*. *J. Agric. Res.* 54 : 19-46.

ARNOLD C. A., 1928 — The development of the perithecium and spermogonium of *Sporormia leporina* (Niessl.). *Amer. J. Bot.* 15 : 241-245.

BECKETT A., BARTON R. & WILSON S. M., 1968 — Fine structure of *Podospora anserina*. *J. Gen. Microbiol.* 53 : 89-94.

BECKETT A. & CRAWFORD R. M., 1970 — Nuclear behaviour and ascospore delimitation in *Xylosphaeria polymorpha*. *J. Gen. Microbiol.* 63 : 269-280.

BECKETT A. & CRAWFORD R. M., 1973 — The development and fine structure of the ascus apex and its role during spore discharge in *Xylaria longipes*. *New Phytologist* 72 : 357-369.

BELLEMERE A., 1960 — Sur les asques des Ostropales. *Bull. Soc. Mycol. Fr.* 76, 1 : 69-82.

BELLEMERE A., 1967 — Contribution à l'étude du développement de l'apothécie chez les Discomycètes inoperculés. *Bull. Soc. Mycol. Fr.* 83 : 395-931.

BELLEMERE A., 1969 — Quelques observations relatives à l'infrastructure de l'appareil apical des asques du *Bulgaria inquinans* Fr. (Discomycète inoperculé). *C. R. Acad. Sc. Paris* 268 : 2252-2255.

BELLEMERE A., 1971 — Les asques et les apothécies des Discomycètes bituniqués. *Ann. Sc. Nat. Bot.* 12ème série, 12 : 429-463.

BELLEMERE A., 1975 — Étude ultrastructurale des asques : la paroi, l'appareil apical, la paroi des ascospores chez les Discomycètes inoperculés et des Hystériales. *Physiol. vég.* 13, 3 : 393-406.

BERGMANN B., 1941 — Zytologische Studien über die Befruchtung bei *Sphaerotheca castagnei*. *Svensk Bot. Tidskr.* 35 : 194-210.

BOHIN C., 1964 — Recherches sur quelques Eurotiacées provenant d'échantillons de musc. Diplôme d'Études Supérieures, Paris (inédit).

BOSE S. K., 1961 — Studies on *Massarina* Sacc. and related genera. *Phytop. Zeits.* 41, 2 : 151-213.

CAILLEUX R., 1971 — Recherches sur la mycoflore coprophile centrafricaine : les genres *Sordaria*, *Gelasinospora* et *Bombardia*. *Bull. Soc. Mycol. Fr.* 87 : 461-626.

CAVARA F. & MOLLICA N., 1907 — Ricerche intorno al cyclo evolutivo di una interessante forma di *Pleospora herbarum* (Pers.) Rab. *Ann. Mycol.* 5 : 119-149.

CHADEFAUD M., 1940 a — Études d'asques. I. Les asques et les ascospores de *Bulgaria inquinans* (Pers.) Fr. *Rev. Mycol.* 5 : 87-101.

CHADEFAUD M., 1940 b — Le réseau ornemental des spores et l'appareil apical des asques chez *Peziza aurantia* Pers. *C. R. Acad. Sc. Paris* 211 : 659-660.

CHADEFAUD M., 1942 — Étude d'asques. II. Structure et anatomie comparées de l'appareil apical des asques chez divers Discomycètes et Pyrénomycètes. *Rev. Mycol.* 7 : 57-88.

CHADEFAUD M., 1943 a — Sur les divers types d'éléments dangeardiens des Ascomycètes, et sur la formation des asques chez la Pézize *Pustularia catinus*. *Rev. Scient.* 81 : 77-80.

CHADEFAUD M., 1943 b — La formation des ascospores chez la Pézize inoperculée *Mniaecia jungermanniae* Boudier. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 90 : 207-209.

CHADEFAUD M., 1944 — Biologie des Champignons, Paris. Gallimard édit., 1 vol. 267 p.

Source : MNHN, Paris

CHADEFAUD M., 1946 — Sur les asques à nasse apicale. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 93 : 128-130.

CHADEFAUD M., 1953 a — Les hyphes à anses latérales des Eumycètes et les affinités floridéenne de ces Champignons. *Osterr. Bot. Zeitschrift* 100 : 537-554.

CHADEFAUD M., 1953 b — Sur un *Hypocopra*, sa position systématique, ses spores, ses asques. *C. R. Acad. Sc. Paris* 236 : 513-514.

CHADEFAUD M., 1954 a — Sur les asques des Erysiphacées. *C. R. Acad. Sc. Paris* 238 : 1445-1447.

CHADEFAUD M., 1954 b — Sur les asques de deux Dothidéales. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 70 : 99-108.

CHADEFAUD M., 1955 — Les asques et la position systématique de l'*Ophiobolus graminis*. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 71 : 325-337.

CHADEFAUD M., 1957 — Les asques des Diatrypales. *C. R. Acad. Sc. Paris* 244 : 1813-1815.

CHADEFAUD M. & NICOT J., 1957 — Les asques des Sordariales. *C. R. Acad. Sc. Paris* 244 : 2415-2418.

CHADEFAUD M., 1958 — Sur les asques des Nectriales, et l'existence de Pléosporales nectrioïdes. *C. R. Acad. Sc. Paris* 247 : 1376-1379.

CHADEFAUD M., 1960 — Les Végétaux non vasculaires (Cryptogamie). Tome I du Traité de Botanique de M. CHADEFAUD et L. EMBERGER, Masson édit. Paris, 1 vol. de XV + 1018 p, 713 fig.

CHADEFAUD M. & STRIKMANN E., 1961 — Recherches sur les périthèces et les asques des *Nectria*, et réflexions sur l'évolution des Ascomycètes. *Rev. Gén. Bot.* 68 : 725-770.

CHADEFAUD M., 1964 — Sur l'origine et la structure des asques du type annellascé. *C. R. Acad. Sc. Paris* 259 : 1424-1431.

CHADEFAUD M., PARGUEY-LEDUC A. & BOUDIN M., 1966 — Sur les périthèces et les asques du *Preussia multispora* (Saito et Minoura) Cain et la position systématique du genre *Preussia*. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 81 : 95-122.

CHADEFAUD M., 1969 a — Données nouvelles sur la paroi des asques. *C. R. Acad. Sc. Paris* 268 : 1041-1044.

CHADEFAUD M., 1969 b — Remarques sur les parois, l'appareil apical et les réserves nutritives des asques. *Oesterr. Bot. Zeitschrift* 116 : 181-202.

CHADEFAUD M., 1971 — Les asques et la systématique des Ascomycètes. First Int. Mycol. Congress, Exeter, 1971 - Abstracts, p. 13.

CHADEFAUD M., 1972 a — Observations sur les asques de quelques Ascomycètes récoltés dans la région de Samoëns (Hte Savoie). Travaux du Laboratoire de « La Jaysinia », 4 : 83-101.

CHADEFAUD M., 1972 b — La coiffe réfringente et la calotte épiplasmique des asques du type annellascé. *C. R. Acad. Sc. Paris* 275 : 2335-2338.

CHADEFAUD M., 1973 a — Les asques et la systématique des Ascomycètes (développement de la communication au Congrès d'Exeter). *Bull. Soc. Mycol. Fr.* 89 : 127-170.

CHADEFAUD M., 1973 b — Les Basidiomycètes et les Ascomycètes à dangeardies « itératives ». *C. R. Acad. Sc. Paris* 276 : 3295-3297.

CHADEFAUD M., 1974 — Du sommet de l'asque à ceux de la baside : une nouvelle interprétation morphologique des basidiospores. Travaux mycologiques dédiés au Professeur R. KUHNER. N° spécial du *Bull. Soc. Linn. Lyon* : 98-107.

CHADEFAUD M., 1975 — Sur les « basides à répétition » des *Repetobasidium*. *Rev. Mycol.* 39 : 173-179.

CHADEFAUD M., 1976 — Hétérobasides, basides uniformes et homobasides : archéobasides et asques. *Bull. Soc. Mycol. Fr.* 92 : 135-146.

Source : MNHN, Paris

COLSON B., 1934 — The cytology and morphology of *Neurospora tetrasperma* Dodge. *Ann. Bot.* 48 : 189, 211-224.

COLSON B., 1938 — The cytology and development of *Phyllactinia corylea* Lev. *Ann. Bot.* 2 : 281-402.

CORLETT M., 1967 — The developmental morphology of *Clathrospora heterospora* var. *simmonsii*. *Can. J. Bot.* 45 : 221-227.

CORLETT M., 1968 — The ontogeny of *Platyspora pentamera*. *Can. J. Bot.* 46 : 1303-1307.

CORLETT M., 1971 — The origin of the ascogenous hyphae from pseudoparaphyses in *Platyspora pentamera*. *Can. J. Bot.* 49, 1 : 39-40.

DANGEARD P. A., 1894 — La reproduction sexuelle des Ascomycètes. *Le Botaniste* 4 : 21-58.

DANGEARD P. A., 1903 — Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes. *Le Botaniste* 9 : 59-303.

DANGEARD P. A., 1907 — Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes. *Le Botaniste* 10 : 1-385.

DOGUET G., 1960 — Morphologie, organogénie et évolution nucléaire de l'*Epichloe typhina*. La place des Clavicipitaceae dans la classification. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 76, 2 : 171-203.

DURAND F., 1964 — Recherches sur quelques espèces de champignons fongicoles. Diplôme d'Études Supérieures, Paris (inédit).

FAYRET J. & PARGUEY-LEDUC A., 1975 — L'ontogénie des périthèces et les asques du *Gnomonia leptostyla* (Fr.) Ces. et de Not. *Ann. Sci. Nat.*, sér. 12, 16 (1) : 17-41.

FUNK A. & SHOEMAKER R. A., 1967 — Layered structure in the bitunicate ascus. *Can. J. Bot.* 45 : 1265-1266.

FURTADO J. S. & OLIVE L. S., 1970 — Ultrastructure of ascospore development in *Sordaria fimicola*. *J. Elisha Mitchell* 86 : 131-138.

FURTADO J. S., 1971 — The septal pore and other ultrastructural features of the pyrenomycete *Sordaria fimicola*. *Mycologia* 63, 1 : 104-113.

GIL F., 1973 — Mesosomes : their role in the delimitation of the ascospore. *Mycopathologia et Mycologia applicata* 49 : 243-247.

GREENHALGH G. N. & EVANS L. V., 1967 — The structure of the ascus apex in *Hypoxylon fragiforme* with reference to ascospore release in this and related species. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 50 : 183-188.

GREENHALGH G. N. & GRIFFITHS H. B., 1970 — The ascus vesicle. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 54 : 489-492.

GRIFFITHS H. B., 1973 — Fine structure of seven unitunicate Pyrenomycete Asci. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 60, 2 : 261-271.

HARPER R. A., 1895 — Beitrag zur Kenntnis der Kerntheilung und Sporenbildung im Ascus. *Ber. d. d. bot. Ges.* 13 : 67-78.

HEIM P., 1952 — Observations sur le noyau des Ascomycètes. *Rev. Mycol.* 17 : 3-38.

HESLOT H., 1958 — Contribution à l'étude cytogénétique et génétique des Sordariacées. *Rev. de Cyt. et de Biol. vég.* 19, 2 : 209 p.

HIGGINS B. B., 1920 — Morphology and life history of some Ascomycetes with special reference to the presence and function of spermatia. *Am. J. Bot.* 7 : 435-444.

HIGGINS B. B., 1936 — Morphology and life history of some Ascomycetes with special reference to the presence and function of spermatia. III. *Am. J. Bot.* 23 : 598-602.

HILL T. W., 1975 — Ultrastructure of Ascosporogenesis in *Nannizzia gypsea*. *J. Bact.* : 743-748.

JANEX-FAVRE M. C., 1964 — Sur les ascocarpes, les asques et la position systématique des Lichens du genre *Graphis*. *Rev. Bryol. et Lichénol.* 33, 1/2 : 242-284.

Source : MNHN, Paris

JANEX-FAVRE M.C., 1970 — Recherches sur l'ontogénie, l'organisation et les asques de quelques Pyrénolichens. *Rev. Bryol. Lichénol.* 37 : 421-650.

JANEX-FAVRE M.C., 1974 — L'ontogénie et la structure des apothécies de l'*Umbilicaria cylindrica. Rev. Bryol. Lichénol.* 40, 1 : 59-86.

JANEX-FAVRE M.C., 1975 — L'ontogénie et la structure des périthèces du *Staurothele sapaudica* (Pyrénolichen, Verrucariacées). *Rev. Bryol. Lichénol.* 41, 4 : 477-494.

JANEX-FAVRE M.C. & PARGUEY-LEDUC A., 1976 — La formation des ascospores chez deux Truffes : *Tuber rufum* Pico et *Tuber aestivum* Vitt. (Tubéracées). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 283 : 1173-1175.

KOWALSKI D.T., 1965 — Development and cytology of *Preussia typharum. Bot. Gaz.* 126, 2 : 123-130.

LAMATER E. de, 1937 — Crozier formation in the Gymnoascaceae : a preliminary note. *Mycologia* 29 : 187-198.

LEDUC A., 1958 — Sur les Micromycètes alternarioïdes de la flore fungique des graines des lins. *Rev. Gen. Bot.* 65 : 1-40.

LETROUIT-GALINOU M.A., 1966 — Recherches sur l'ontogénie et l'anatomie comparées des apothécies de quelques Discolichens. *Rev. Bryol. Lichénol.* 34 : 413-588.

LETROUIT-GALINOU M.A., 1970 — Les apothécies et les asques du *Parmelia conspersa* (Discolichen Parméliacée). *The Bryologist* 73, 1 : 39-58.

LETROUIT-GALINOU M.A. & LALLEMANT R., 1971 — Le thalle, les apothécies et les asques du *Peltigera rufescens* (Weis) Humb. (Discolichen, Peltigeraceae). *Lichenologist* 5 : 59-88.

LETROUIT-GALINOU M.A., 1971 — Études sur le *Lobaria laetevirens* (Lght.) Zahl. (Discolichen, Stictacée). I. Le thalle, les apothécies, les asques. *Le Botaniste* 54 : 1-6.

LETROUIT-GALINOU M.A., 1973 — Les asques des Lichens et le type archaeascé. *The Bryologist* 76, 1 : 30-47.

LOCQUIN-LINARD M., 1973 — Recherches sur le genre *Chadefaudiella. Rev. Mycol.* 38 : 129-146.

LUTTRELL E.S., 1951 — Taxonomy of the Pyrenomycetes. *The University of Missouri studies* 24 : 120 p.

MAGNE F., 1946 — Anatomie et morphologie comparées des asques de quelques Lichens. *Rev. Bryol. Lichénol.* 15 : 203-209.

MAINWARING H.R., 1967 — The role of endoplasmic reticulum in Ascomycete spore delimitation. *J. Cell Biol.* 35 : 86-87.

MANIOTIS J., 1965 — A cleistothecal mutant of the perithecial fungus *Gelasinospora calospora. Mycologia* 57 : 23-35.

MILLER J.H., 1938 — Studies in the development of two *Myriangium* species and the systematic position of the order Myriangiales. *Mycologia* 30 : 158-181.

MOORE R.T., 1965 — The ultrastructure of Fungal Cells, in *The Fungi.* Academic Press, New York, 1 : 95-118.

MOREAU F. (M. et Mme), 1951 — Observations cytologiques sur les Ascomycètes du genre *Pleurage* Fr. *Rev. Mycol.* 16, 3 : 198-208.

MOREAU F. (M. et Mme), 1952 — Sur le développement du *Ceratocystis moniliformis. Rev. Mycol.* 17 : 141-153.

MOREAU F. (M. et Mme), 1953 — Les champignons. Physiologie, Morphologie, Développement et Systématique. Paris, Lechevalier édit., 2 volumes de XV + 120 p., 1300 fig.

MUGNIER Cl., 1962 — Recherches sur le Pyrénomycète *Ceratocystis major* (Van Beyma) Cl. Moreau. Diplôme d'Études Supérieures, Paris (inédit).

MUELLER A. & von ARX J.A., 1950 — Einige Aspekte zur Systematic pseudo-sphärialer Ascomyceten. *Ber. d. Schw. Bot. Ges.* 60 : 329-397.

Source : MNHN, Paris

PARGUEY-LEDUC A., 1959 — Le développement de la Pléosporale nectrioïde (?) *Letendrea padouk* n. sp. *C. R. Acad. Sc. Paris* 248 : 1559-1562.

PARGUEY-LEDUC A., 1961 — Étude des asques et du développement de l'*Helminthosphaeria clavariarum* (Desm.) Fuck. ap. Munk. *Bull. Soc. Mycol. Fr.* 77, 1 : 15-33.

PARGUEY-LEDUC A. & CHADEFAUD M., 1963 — Les asques du *Cainia incarcerata* (Desm.) von Arx et Müller et la position systématique du genre *Cainia*. *Rev. de Mycol.* 28, 3-4 : 200-234.

PARGUEY-LEDUC A., 1966 — Recherches sur l'ontogénie et l'anatomie comparées des ascocarpes des Pyrénomycètes ascoloculaires. I. *Ann. Sc. Nat., Bot.*, Paris, 7 : 505-690.

PARGUEY-LEDUC A., 1967 a — Recherches sur l'ontogénie et l'anatomie comparées des ascocarpes des Pyrénomycètes ascoloculaires. II. *Ann. Sc. Nat., Bot.*, Paris, 8 : 1-110.

PARGUEY-LEDUC A., 1967 b — Recherches préliminaires sur l'ontogénie et l'anatomie comparées des ascocarpes des Pyrénomycètes ascohyméniaux. III. Les asques des Sordariales et leurs apothécies, du type «*Diaporthe*». *Rev. de Mycol.* 32, 5.

PARGUEY-LEDUC A., 1970 — Recherches préliminaires sur l'ontogénie et l'anatomie comparées des ascocarpes des Pyrénomycètes ascohyméniaux. *Rev. de Mycol.* 35 : 90-129.

PARGUEY-LEDUC A., 1972 — Recherches préliminaires sur l'ontogénie et l'anatomie comparées des ascocarpes des Pyrénomycètes ascohyméniaux. V. Les asques des Xylariales et leurs ascothécies du type «*Xylaria*». *Rev. de Mycol.* 36, 3-4 : 194-237.

PARGUEY-LEDUC A., 1973 a — Les ascocarpes et les asques du *Nectria galligena* Bres. *Le Botaniste* 61 : 157-175.

PARGUEY-LEDUC A., 1973 b — Recherches préliminaires sur l'ontogénie et l'anatomie comparées des ascocarpes des Pyrénomycètes ascohyméniaux. VI. Conclusions générales. *Rev. de Mycol.* 37 : 60-82.

PARGUEY-LEDUC A., 1974 — Les asques et l'ontogénie des périthèces chez les *Trichodelitschia*. *Bull. Soc. Mycol. Fr.* 90, 2 : 101-120.

PARGUEY-LEDUC A., 1975 — L'ontogénie des périthèces et les asques du *Gnomonia leptostyla* (Fr.) Ces. et de Not. *Ann. Sc. Nat., Bot.*, Paris, 16 : 17-42.

PARGUEY-LEDUC A. & LOCQUIN-LINARD M., 1977 — L'ontogénie et la structure des périthèces du *Faurelina fimigenes* Locquin-Linard. *Rev. de Mycol.* 40 : 161-175.

REEVES F. B., 1971 — The structure of the ascus apex in *Sordaria fimicola*. *Mycologia* 63 : 204-212.

REYNOLDS Don D., 1971 — Wall structure of a bitunicate ascus. *Planta* (Berl.) 98 : 244-257.

ROSINSKI M. A., 1961 — Development of the ascocarp of *Ceratocystis ulmi*. *Amer. J. Bot.* 48 : 285-293.

SCHRANTZ J. P., 1960 — Recherches sur les Pyrénomycètes de l'ordre des Diatrypales, sensu M. CHADEFAUD, 1957. *Bull. Soc. Mycol. Fr.* 76, 4 : 305-307.

SCHRANTZ J. P., 1966 — Contribution à l'étude de la formation de la paroi sporale chez *Pustularia cupularis* (L.) Fuck. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 262 : 1212-1215.

SCHRANTZ J. P., 1967 — Présence d'un aster au cours des mitoses de l'asque et de la formation des ascospores chez l'Ascomycète *Pustularia cupularis* (L.) Fuck. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 264 : 1274-1277.

SCHRANTZ J. P., 1970 et 1971 — Étude cytologique, en microscopie optique et électronique de quelques Ascomycètes. *Rev. Cytol. et Biol. vég.* 33 : 1-168 (1970) et 34 : 1-48 (1971).

SCHRANTZ J. P. & BOISSIERE J. C., 1974 — Étude comparée des parois des asques et des hyphes stromatiques du *Xylaria polymorpha* (Pers.) Grev. : composition chimique, cytochimie. *Rev. Cytol. et Biol. vég.* 37 : 107-126.

Source : MNHN, Paris

STIERS D. L., 1974 — Fine structure of ascospore formation in *Poronia punctata*. *Can. J. Bot.* 52 : 999-1003.

STRIKMANN E. & CHADEFAUD M., 1961 — Recherches sur les asques et les périthèces des *Nectria*, et réflexion sur l'évolution des Ascomycètes. *Rev. gén. Bot.* 68 : 725-770.

VINCENS F., 1917 — Recherches organogéniques sur quelques Hypocréales. Thèse de Doctorat, Paris, 170 p. .

ZICKLER H., 1952 — Zur Entwicklungsgeschichte des Ascomyceten *Bombardia lunata* Zckl. Arch. Protistenk. *98 : 1-70.*

ZICKLER D., 1969 — Sur l'appareil cinétique de quelques Ascomycètes. *C. R. Acad. Sc. Paris* 268 : 3040-3042.

Source : MNHN, Paris

LÉGENDES DES PLANCHES

Planche I : Asques bituniqués (microscopie électronique)

Fig. 1. — *Pleospora herbarum* : fragment d'asque (stade à jeunes ascospores) montrant de l'extérieur vers l'intérieur : l'exoascus (ex) et l'endoascus (en) séparés par un vide (v) puis l'épiplasme et les ascospores jeunes. X 11 000.

Fig. 2. — *Pleospora herbarum* : fragment d'asque adulte (stade à ascospores adultes) montrant de l'extérieur vers l'intérieur : l'exoascus externe pelucheux (ex 1), l'exoascus interne (ex 2), l'endoascus (en) puis le plasmalemme épaissi vers l'extérieur en un «film interne» (f), enfin l'épiplasme et l'ascospore. X 20 000.

(coupes traitées par la technique de Thiéry).

Planche II : Asques bituniqués (microscopie électronique)

Fig. 1 : *Pleospora herbarum* : sommet d'asque montrant le dôme apical percé en son centre d'un oculus, occupé par l'extrémité de l'épiplasme; les «bandes» de l'endoascus interne divergent à partir de cet oculus. X 6 000.

(coupe contrastée par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb).

Fig. 2 : *Pleospora herbarum* : détail des «bandes» de l'endoascus interne montrant très nettement une disposition en zig-zag des microfibrilles. X 21 000.

(coupe traitée par la technique de Thiéry).

Planche III : Asques bituniqués (microscopie optique)

Fig. 1 : *Sporormia minima* : extrémité de l'épiplasme coiffé par une nasse apicale simple, formée de 4 baguettes droites et non renflées (deux seulement sont visibles sur la photo). X 1 200. (coloration au bleu C4B).

Fig. 2 : *Pleospora herbarum* : asque adulte présentant le phénomène de déhiscence par «Jack-in-box»; l'exoascus ne s'est pas rompu totalement : ses deux parties demeurent attachées l'une à l'autre sur l'un des côtés de l'asque. La nasse apicale, à 4 baguettes renflées (deux sont bien visibles), coiffe l'extrémité de l'épiplasme. X 1 200.

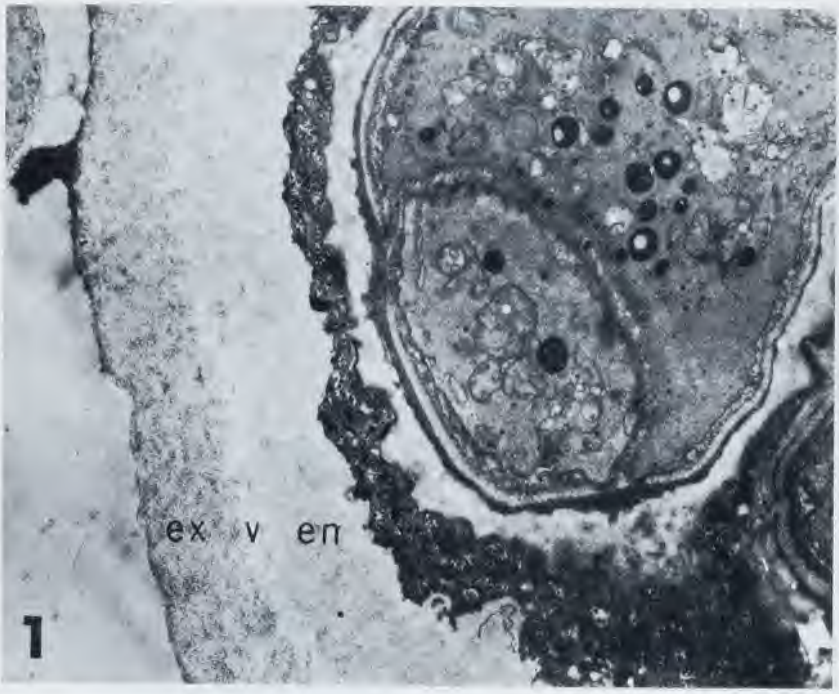
(coloration au bleu C4B).

Planche IV : Asques unituniqués

Fig. 1 : *Pleurage* sp. (microscopie optique). Contraction de la partie médiane de l'épiplasme, précédant la rupture de l'exoascus. Un tel mode de déhiscence par «Jack-in-box» est tout à fait exceptionnel chez les Ascohyméniaux. X 800. (coloration au bleu C4B).

Fig. 2 : *Xylaria polymorpha* (microscopie électronique). Sommet d'asque montrant le pendentif, p (repli annulaire de l'endoascus, en), enserrant l'anneau inférieur (ai); celui-ci, très compact dans sa partie inférieure, devient plus spongieux dans sa partie supérieure où sa substance se mêle à celle du coussinet apical (ca). Le sommet de l'épiplasme (e) comprend une couronne latérale (cl) et une digitation médiane (cm). X 19 000. (d'après SCHRANTZ, 1970) (coupe contrastée par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb).

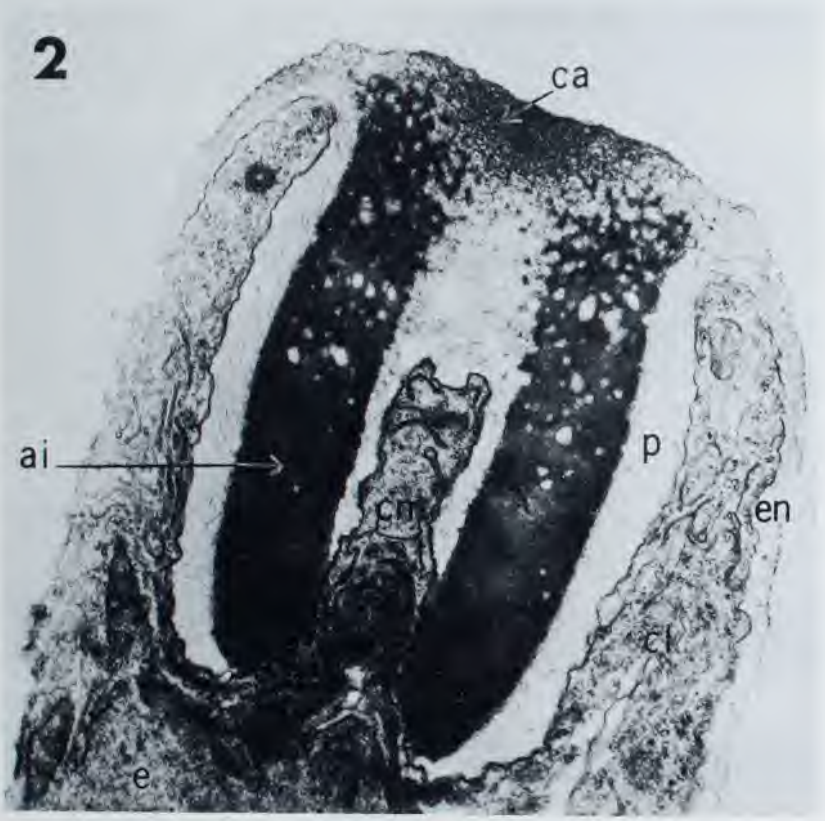
Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

LA SIGNIFICATION DES «CARACTERES» EN SYSTÉMATIQUE SUPRA-SPÉCIFIQUE :

Exemple des caractères écophysiologiques en mycologie

par P. JOLY *

RÉSUMÉ. — Les caractères écophysiologiques révèlent souvent une telle dispersion parmi les groupes systématiques qu'on a eu tendance à leur attribuer, d'un point de vue évolutif, une signification autre que celle des caractères structuraux. En fait, cette dispersion résulte de la nature complexe des informations obtenues à l'aide des méthodes usuelles de visualisation des comportements écophysiologiques dont il est possible, comme l'ont montré quelques exemples, d'établir la cinétique générale pour dégager les paramètres propres à chaque espèce. Ces paramètres sont eux-mêmes, en général, des combinaisons de plusieurs structures élémentaires. Ces dernières seules devraient être introduites dans une synthèse systématique où elles pourraient alors, sans inconvénients, être traitées en mélange avec les autres structures élémentaires dont les assemblages constituent la plupart des caractères structuraux habituellement utilisés.

SUMMARY. — Ecophysiological characters often exhibit such a dispersion amongst systematic groups that they are generally considered, from an evolutionary angle, as possessing a different significance from that of structural ones. This dispersal originates from the complex nature of informations collected by the usual methods of visualisation of ecophysiological behaviours. Some examples have disclosed the possibility of establishing global kinetics for some behaviours, thus displaying the presence of specific parameters which proved generally to represent a combination of several elementary structures. The last mentionned type of information should only be used in systematic syntheses, where they could be treated together with other elementary structures whose integration represents the majority of usual structural characters.

Le rôle de la systématique est double, la situant en quelque sorte aux deux extrémités du domaine de la biologie. En tant que «service» elle identifie les êtres vivants et intervient, analytiquement, à la base de toute recherche puisque le critère de reproductibilité, qui conditionne la fiabilité d'un résultat, nécessite

* Laboratoire de Cryptogamie du M.N.H.N., 12 rue de Buffon, 75005 Paris. L. A. n° 257 (C.N.R.S.).

Source : MNHN, Paris

une connaissance et une désignation précises du matériel utilisé. Comme «science», elle doit synthétiser l'ensemble des connaissances disponibles à propos de chaque unité taxonomique pour pouvoir définir, décrire et délimiter les espèces, en préciser les modalités d'évolution (systématique spécifique et spéciation), puis ordonner ces unités selon leurs affinités les plus probables afin de parvenir à une image aussi proche que possible des filiations successives qui ont conduit à l'état floristique et faunistique actuel (systématique phylétique, s'attachant aux unités de rangs supérieurs à celui de l'espèce).

Pour réaliser ces buts, la systématique utilise classiquement les informations portées par des «caractères» mais, longtemps gênée à la fois par son double rôle dont elle n'a pas toujours su, en mycologie du moins, discerner les divergences d'impératifs, et par le nombre croissant des données acquises, elle a eu tendance à privilégier, dans son rôle de «science», les caractères qui lui étaient par ailleurs les plus utiles dans son rôle de «service». Depuis quelque temps, la recherche d'une meilleure objectivité a conduit à développer des concepts et des méthodologies nouveaux, mais distincts selon le niveau, spécifique ou phylétique, des préoccupations systématiques. C'est ainsi que, dans le premier cas, si la description des espèces reste fondée sur des caractères, leur définition et leur délimitation font de plus en plus appel à des critères indépendants de la «notion de caractère» (tests d'interfertilité, anastomoses végétatives, etc. : voir par exemple BOIDIN, 1976). Aux niveaux supérieurs, que nous traiterons seuls ici, les méthodes de ce type ne sont pas utilisables et force a donc été de continuer à bâtir les ordonnancements à partir de l'emploi exclusif de caractères, mais en développant l'usage de méthodes numériques capables de surmonter, autrement que par un choix plus ou moins arbitraire, l'obstacle constitué par la multiplicité des caractères.

Introduites depuis une quinzaine d'années dans le domaine de la mycologie (PROCTOR et KENDRICK, 1963), les méthodes de traitement numérique des données systématiques y ont été, à peu d'exceptions près (KENDRICK et WERESUB, 1966), utilisées pour des études situées au niveau générique, c'est à dire pour aider à préciser les affinités relatives d'espèces au sein de genres déterminés. On en trouve des applications chez la plupart des grands groupes systématiques : Fungi imperfecti (g. *Verticicladiella* et *Phialocephala* : KENDRICK et PROCTOR, 1964; g. *Alternaria* : JOLY, 1969; LAGIERE et JOLY, 1971), Levures (g. *Pichia*, *Hansenula* et *Kluyveromyces* : PONCET, 1967; 1970; 1973), Pyrénomycètes (g. *Hypoxylon* : WHALLEY et GREENHALGH, 1973; 1975), Ustilaginales (g. *Melanotaenium*, *Tolyposporium* et *Thecaphora* : ZAMBETTAKIS et JOLY, 1972; 1973; 1975), Aphyllophorales (g. *Peniophora* : LÉGER et PONCET, 1976), etc.

On dispose pour ce faire d'un ensemble de méthodes, analyses multivariables et algorithmes de classification automatique qui, judicieusement choisis, permettent en général de procéder de manière satisfaisante au traitement proprement-dit des données. Toutefois, quelle que soit la méthode employée, l'opération la plus délicate reste la collecte et la mise en forme des éléments à introduire dans le traitement numérique, c'est à dire des caractères.

Source : MNHN, Paris

En définitive, si le renouveau de la systématique a conduit, au niveau spécifique, à une démarche nouvelle tendant par ses concepts et ses méthodes vers une approche plus génétique de l'espèce mycologique, il ne s'est guère concrétisé aux niveaux supra-spécifiques que par l'adoption de l'outil constitué par les méthodes numériques; mais la démarche fondamentale reste la même. Face à cette constatation et conscient du fait qu'à ce niveau les améliorations ne pourront qu'être d'ordre quantitatif, même si les introductions concernent des caractères de types nouveaux, le systématicien reste confronté au problème de la signification et de la fiabilité des caractères.

Théoriquement, les informations apportées par les divers caractères que l'on se propose d'utiliser devraient être de nature suffisamment homogène pour pouvoir être traitées en mélange et simultanément. De plus, pour un systématicien qui recherche des affinités réelles et non un simple classement plus ou moins arbitraire, il faudrait que ces informations aient effectivement et, si possible, uniquement trait aux liens phylétiques. Il importe donc qu'elles ne soient pas altérées par des interférences avec des informations parasites, en particulier avec celles relatives aux techniques de visualisation et aux facteurs du milieu.

La visualisation d'un caractère de type «classique» (caractères morphologiques, anatomiques, cytologiques, etc.) est en général fondée sur une structure bien que, fondamentalement, cette dernière ne constitue pas un ensemble autonome puisqu'elle est associée, en totalité ou en partie, à une ou plusieurs fonctions qui, d'un point de vue évolutif, exercent sur elle un rétrocontrôle : une structure ne pourra se diversifier que dans des limites imposées par l'exigence de conservation de la fonction ou des fonctions qu'elle assume ou auxquelles elle participe. Un caractère apparaîtra donc d'autant plus stable et, par suite, plus homogène à l'intérieur d'un phylum, qu'il sera la transcription d'une structure soumise à un fort rétrocontrôle fonctionnel : c'est le cas des caractères «phylétiques» comme, par exemple, les structures ascales et basidiales associées à la fois à la méiose et à une émission de spores, processus dont le maintien fonctionnel conditionne la pérennité des avantages constitués, comme on l'admet généralement, par la réalisation, à chaque génération, d'un brassage génotypique assorti d'une dissémination. Par contre, lorsque le rétrocontrôle est faible, c'est à dire lorsque la fonction n'assure qu'un avantage modeste, voire négligeable, la structure peut montrer des dérives évolutives importantes, alors transcrites sous la forme d'un caractère polymorphe, sans grande signification phylétique même s'il constitue parfois un «marqueur spécifique»; à la limite, on observera des caractères inconstants, d'utilité quasi nulle.

Cette hétérogénéité constitutive d'un caractère «classique», essentiellement quantitative, peut en outre être altérée par une modulation exercée par des variables externes sur l'expression de cet ensemble structural et fonctionnel. L'information qu'on en tire est donc, en général, fondamentalement complexe. Heureusement, il existe un certain nombre de caractères qui, assez peu affectés par les facteurs du milieu, apportent au systématicien une information utile relativement pure, seulement affectée par l'hétérogénéité quantitative précé-

Source : MNHN, Paris

demment décrite : sous réserve qu'ils supportent une quantité d'information phylétique suffisante, on peut considérer comme justifiée leur utilisation à l'état brut. La fiabilité des caractères de ce type a d'ailleurs été perçue chaque fois qu'ils étaient aisément accessibles et ce sont eux qui constituent les bases les plus solides de la systématique. Toutefois, il ne représentent qu'une fraction de l'ensemble des caractères disponibles et, pour effectuer les synthèse exhaustives que les méthodes numériques permettent maintenant de réaliser, on tend à en introduire d'autres, plus fortement modulés par les facteurs extérieurs et donc porteurs d'informations plus ou moins combinées : le supplément d'information consécutif à leur introduction peut alors être accompagné d'un surcroît du bruit de fond qui, en définitive, réduit la qualité de la synthèse.

Un exemple typique de caractères porteurs d'informations combinées est représenté par ceux qui ont trait à des comportements écophysiologiques : réaction à la température ou à la lumière, halophilie, osmophilie, etc. C'est la réaction de comportement qui constitue ici le «caractère», dont il existe classiquement deux modalités d'appréciation.

La première, qui est une quantification de la réponse observée dans des conditions globalement prédéterminées (milieux «standard», températures de référence, etc.) est totalement inadaptée au but proposé : on ignore ce qui, dans le comportement ainsi extériorisé, est imputable aux déterminants internes et ce qui n'est que modulation par des conditions ambiantes fixées plus ou moins arbitrairement.

L'autre démarche consiste à repérer, à propos de l'un des facteurs du milieu pris comme variable, des «valeurs cardinales» correspondant en fait à des points singuliers de la courbe de réponse des champignons; l'appréciation du comportement lié à ces valeurs de la variable peut alors être qualitative (fin de la survie à partir d'un seuil maximal, par exemple) ou quantitative (vitesse de croissance, poids sec ou taux de sporulation à l'optimum). Ce type d'appréciation a pu paraître plus satisfaisant, permettant par ailleurs de définir des classes de comportements : thermophilie, mésophilie ou psychrophilie, halophilie, osmophilie, etc. Toutefois, l'expérience a montré que l'introduction en systématique de caractéristiques de cet ordre révélait une telle dispersion parmi les groupes taxonomiques qu'on leur a souvent attribué, d'un point de vue évolutif, des modalités de dérive indépendantes des tendances générales observées chez les divers phylums. Cette absence de liens avec les caractères considérés comme des extériorisations plus fidèles des affinités réelles a fait penser que les caractères écophysiologiques, reflétant plus des convergences fortuites que des affinités, devaient être réduits à l'état de marqueurs spécifiques ne pouvant apporter que des précisions diagnostiques.

On peut estimer, au contraire, que cette originalité apparente des caractères écophysiologiques par rapport à la plupart des autres caractères n'est que la conséquence d'une inadéquation de la méthode utilisée pour les apprécier : le comportement observé pour une valeur cardinale de la variable externe serait porteur d'une combinaison d'informations relatives aux modalités générales

Source : MNHN, Paris

de la réponse, en fonction des diverses valeurs potentielles de la variable externe, et aux facteurs qui modulent cette réponse dans le cas de chaque entité taxonomique. En effet, on sait maintenant que, malgré l'existence de variantes dans les comportements selon les espèces ou les groupes d'espèces, le fonctionnement des êtres vivants est régi par un certain nombre de processus généraux; c'est ce qui permet d'ailleurs de réaliser souvent sur un petit nombre d'organismes, alors considérés comme modèles expérimentaux, les études écophysiologiques, physiologiques ou biochimiques dont le but est précisément de décrire et de comprendre ces mécanismes fondamentaux. Le systématicien, pour sa part, ne peut guère en tirer d'informations utiles car ces mécanismes, en raison de leur généralité, sont pratiquement toujours redondants au sein du groupe taxonomique qui l'intéresse. Par contre, en étudiant non plus des points singuliers, mais l'ensemble des courbes de réponse aux variations d'un facteur externe précis, il peut retrouver la «loi générale» du mécanisme, alors redondante et sans information utile, et dégager les paramètres qui l'ajustent aux caractéristiques propres des diverses coupures systématiques. Ces paramètres pourraient, peut-être, constituer des caractères plus adéquats car déchargés de l'information relative à la «loi générale» qui, dans l'expression du comportement extériorisé à chaque valeur, cardinale ou non, de la variable, interfère avec l'information utile contenue dans les seuls paramètres.

Dans les essais destinés à évaluer les possibilités d'application de cette démarche, les écueils éventuels et les précautions à prendre, nous avons utilisé, comme critère de quantification des réponses aux variables externes, les vitesses de croissance mycélienne. Ce sont en effet des caractéristiques fiables (JOLY, 1964) dont, pour le développement d'un champignon en milieu fini, c'est à dire dans les conditions des cultures axéniques ordinaires, il a été possible d'établir une cinétique générale dont la «loi de croissance exponentielle» n'est qu'un cas particulier (JOLY, JOLY et BUI THU CUC, 1971).

Le premier exemple que nous rappellerons concerne l'action de la concentration ionique du milieu, dans la zone comprise entre pH = 5 et pH = 9 (MOUCHACCA et JOLY, 1969); il a alors été possible de décrire une «loi générale» ajustée par trois paramètres : l'un correspondrait approximativement à une «constante de vitesse de croissance» propre à chaque champignon en milieu neutre; les deux autres pourraient exprimer, par leurs signes et leurs valeurs absolues, une «réactivité de croissance» de chaque espèce vis-à-vis des ions H^+ et OH^-. Ces paramètres expérimentaux ne sont pas directement utilisables car ils sont eux-mêmes des fonctions polynomiales du second degré d'un paramètre unique dont les valeurs numériques sont des caractéristiques de chaque champignon. A deux exceptions près (*Aspergillus niger* et *A. terreus*), il existe une assez bonne concordance entre les valeurs de ce paramètre et les affinités taxonomiques : ces valeurs sont faiblement positives ou faiblement négatives (entre – 0,946 et + 1,891) chez les cinq autres Aspergillacées, fortement positives (+ 5,726 et + 8,327) chez les deux espèces rapportées aux Pléosporacées, fortement négative (– 10,294) chez le *Fusarium*. Cette concordance relative n'est toutefois qu'une constatation *a posteriori*, et non une garantie de la bonne adéquation de la «loi générale» à décrire correctement le phénomène.

Source : MNHN, Paris

En réalité, cette formulation des réactions de croissance, de type logarithmique, reste ici empirique et n'est vraisemblablement qu'une approximation, ce qui pourrait expliquer les anomalies constatées dans le cas de deux des dix champignons impliqués dans cette étude. A côté de ses conclusions séduisantes, cet exemple fait donc ressortir un problème extrêmement important : celui de la signification de la «loi générale» qui doit être la description aussi exacte que possible des mécanismes majeurs participant à l'extériorisation du comportement étudié, et non une simple transcription analytique, fidèle peut-être, mais arbitraire, de la courbe expérimentale représentant ce comportement. En effet, s'il est toujours possible de traduire une courbe, si complexe soit-elle, sous une forme polynomiale appropriée, il est évident que cette expression n'aura de valeur concrète que dans la mesure où le comportement qu'elle décrit est effectivement une fonction du même type de la variable prise en considération. Si ce n'est pas le cas, l'information utile se combine, dans l'expression des paramètres expérimentaux, à celle, de nature purement abstraite, qui concerne alors la traduction d'une fonction sous une forme polynomiale approchée, mais distincte. On conçoit alors aisément la nécessité de réduire autant que possible les biais ainsi apportés par toutes les approximations qui peuvent être faites sur l'expression de la «loi générale». Un moyen d'estimation de l'adéquation de cette dernière pour décrire les processus étudiés consiste à élaborer, à partir des hypothèses de base les plus probables en l'état actuel de nos connaissances, un modèle théorique dont on peut alors confronter la forme analytique à celle de la «loi générale».

Il a été possible de développer un tel modèle, conduisant à une interprétation en bonne concordance avec les formules obtenues expérimentalement, dans le cas de l'action de concentrations croissantes de chlorure de sodium (JOLY, JOLY et MOUCHACCA, 1970). Ce modèle est fondé sur l'hypothèse d'une compétition passive entre les cations Na^+ et K^+ au niveau d'un espace libre de Donnan cellulaire, hypothèse qui permet d'interpréter de manière plus rigoureuse des faits expérimentaux précédemment invoqués à l'appui d'une compétition active entre ces cations, au niveau d'un transporteur hypothétique capable de leur faire traverser la paroi cellulaire des champignons (CONWAY et DUGGAN, 1958; ROTHSTEIN, 1965). On peut alors montrer que les courbes expérimentales qui expriment les vitesses de croissance de divers champignons sur des milieux enrichis en chlorure de sodium sont du même type que les courbes théoriques décrivant les possibilités d'absorption des ions K^+ chez le modèle entouré d'un espace libre de Donnan et placé dans les mêmes conditions de salinité (MOUCHACCA, JOLY et JOLY, 1970).

L'analogie de forme entre l'expression mathématique des résultats expérimentaux et celle qui décrit le comportement du modèle laisse supposer que ce dernier puisse rendre compte, à lui seul, de l'essentiel du mécanisme de la réponse à la salinité : il faut alors admettre que l'intervention des variations de la pression osmotique, liées aux diverses concentrations de chlorure de sodium échelonnées entre 0 et 2,0 M, est pratiquement négligeable par rapport à celle de la compétition cationique qui s'établit au niveau de l'espace libre de

Source : MNHN, Paris

Donnan. Cette constatation suggérait naturellement une tentative d'estimation expérimentale du type de la réaction des champignons à des variations de la pression osmotique en utilisant, pour simplifier le problème, une substance non ionisable.

Les essais, menés avec un polyéthylène-glycol, n'ont pas permis d'obtenir des courbes de forme analytique comparable à celle qui traduit les variations de la pression osmotique (SERRÉ, 1972). En tubes, où l'aération est faible, l'action de la concentration (x_p) de polyéthylène-glycol, évaluée en fraction molaire, sur la vitesse de croissance d'*Auricularia* est du type $V = V_o + \alpha (x_p)$: cette formule fait ressortir uniquement le rôle trophique du polyéthylène-glycol qui est effectivement consommé, conjointement à l'alimentation carbonée de base. En boîtes de Pétri, où le milieu est plus aéré, on observe une oxydation progressive du polyéthylène-glycol qui entraîne une acidification graduelle du milieu de culture; la réaction de croissance est alors du type :

$$V = V_o + \alpha (x_p) - \beta [7{,}338 + \mathrm{Log}(x_p)]^2$$

formule qui s'explique simplement par l'action combinée de la consommation de polyéthylène-glycol, oxydé ou non, et de l'abaissement du pH consécutif à la présence dans le milieu d'une fraction de polyéthylène-glycol oxydé libre. On retrouve d'ailleurs ici une réponse aux variations du pH induites par l'oxydation du polyéthylène-glycol qui est du même type que celle décrite par l'expression empirique précédemment signalée. L'action combinée de ces deux facteurs, comme l'action purement trophique du polyéthylène-glycol lorsqu'il ne s'oxyde pas, masque celle, discrète si elle existe, de la seule pression osmotique.

En définitive, l'ensemble des résultats fournis par les études des réponses au chlorure de sodium (MOUCHACCA, JOLY et JOLY, 1970) et au polyéthylène-glycol (SERRÉ, 1972) plaide en faveur d'une discrétion de l'intervention directe de la pression osmotique, qui peut être négligée lorsque les substances qui maintiennent cette pression jouent simultanément un autre rôle.

On peut alors accepter la validité du modèle de compétition cationique en tant que description de l'essentiel du comportement de croissance mycélienne en fonction des concentrations externes de chlorure de sodium : la compétition qui s'établit au niveau de l'espace libre de Donnan cellulaire modifie la quantité de potassium absorbable et, proportionnellement, la vitesse de croissance des champignons. On peut alors, à un facteur de proportionnalité près, assimiler les deux courbes obtenues, celle du modèle et celle tirée des mesures expérimentales, pour rechercher la signification des paramètres expérimentaux par rapport aux paramètres introduits dans le modèle et qui sont, en réalité, des données structurales (volume de l'espace libre de Donnan, nombre de sites actifs, etc.). En fait, la confrontation des deux formes analytiques montre que les paramètres dégagés expérimentalement ne représentent pas encore ces caractéristiques fondamentales de chaque champignon, mais des fonctions déjà complexes de ces dernières. Si l'utilisation directe de la réaction observée pour une valeur cardinale de la variable externe est effectivement inadéquate puisque

Source : MNHN, Paris

biaisée par l'interférence de la «loi générale» et des paramètres spécifiques, les informations portées par ces paramètres peuvent également n'être pas utilisables, en particulier lorsqu'elles sont elles mêmes des combinaisons des informations élémentaires simples : leur introduction dans une étude systématique n'apporte guère qu'un bruit de fond.

En toute rigueur, il faudrait pouvoir pousser l'étude assez loin pour appréhender les paramètres représentant les vraies caractéristiques fondamentales. Ces dernières étant des éléments de la machinerie métabolique et régulatrice impliquée dans l'expression du comportement, on voit que les paramètres ainsi obtenus ne seraient autres que des traductions d'éléments structuraux, comme cela était déjà le cas pour les paramètres théoriques introduits dans le modèle de compétition cationique précédent. Ceci ne signifie pas que les caractères fondés sur des structures renferment seuls des informations phylétiques, mais que l'expression d'une activité constitue un «caractère complexe» dans lequel un certain nombre de caractères structuraux élémentaires s'intègrent sous la forme de paramètres spécifiques qui interfèrent eux-mêmes avec des caractéristiques d'ordre plus général : cette expression, dans laquelle l'information phylétique présente est plus ou moins masquée, a une signification autre que celle des caractères structuraux usuels et ne peut être traitée en mélange avec eux, que l'on utilise ou non des méthodes numériques.

Les problèmes rencontrés à propos de la traduction de comportements écophysiologiques sous la forme de «caractères» se retrouvent d'ailleurs dans le cas des autres types de caractères fondés sur des résultats globaux d'activités métaboliques : caractères chimiques, biochimiques, physiologiques. Il serait donc illusoire, en mycologie comme d'ailleurs vraisemblablement dans les autres domaines de la botanique, d'espérer parvenir à une systématique plus sûre et plus objective en continuant seulement à accroître le nombre des caractères bruts, même avec introduction de nouveaux types de caractères : ces efforts auraient surtout pour effet d'augmenter le bruit de fond des synthèses. Il faut au contraire orienter les activités vers l'analyse de ces caractères pour tenter de parvenir aux unités structurales élémentaires, puis introduire ces dernières, seules, dans des études numériques puisque toute introduction simultanée d'une fonction n'apporterait qu'une seconde fois, mais en général avec un bruit de fond supérieur, les informations déjà contenues dans les structures qui lui sont associées.

Enfin, les caractères structuraux de type «classique» sont, pour la plupart, des assemblages comparables d'unités structurales d'ordres inférieurs, et ceci même dans les cas où le rétrocontrôle fonctionnel, alors très contraignant, impose une grande stabilité du complexe structural : il n'y a donc, en définitive, guère de différences entre les informations phylétiques portées par les caractères structuraux ou fonctionnels; ces informations sont seulement plus difficiles à dégager des derniers, car combinées entre elles et altérées par des interférences avec des informations d'autres natures. C'est seulement la visualisation plus aisée de ces informations, moins altérées chez les caractères structuraux, qui

Source : MNHN, Paris

peut justifier l'usage privilégié qui, jusqu'ici, a été fait de ces derniers dans les études de systématique. Mais, plutôt que d'introduire globalement ces assemblages, il faudrait aussi en entreprendre l'analyse pour en dégager les composants structuraux élémentaires. On pourrait alors, sans aucune réticence possible, traiter en mélange ces composants extraits des structures et leurs homologues tirés des comportements ou des activités métaboliques.

BIBLIOGRAPHIE

BOIDIN J., 1976 — Intérêt des cultures dans la délimitation des espèces chez les Aphyllophorales et les Auriculariales. Symposium internat. sur la notion d'espèce chez les champignons supérieurs, Lausanne 1976, sous presse.

CONWAY E. J. et DUGGAN F., 1958 — A cation carrier in the yeast cell wall. *Biochem. Journ.* 47 : 347-355.

JOLY P., 1965 — Le genre *Alternaria*. Recherches physiologiques, biologiques et systématiques. Lechevalier, Paris, 250 p.

JOLY P., 1969 — Essais d'application de méthodes de traitement numérique des informations systématiques. I. Étude du groupe des *Alternaria sensu lato*. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 85 : 213-233.

JOLY P., JOLY F. et BUI THU CUC, 1971 — Essais d'application de méthodes de traitement numérique des informations systématiques. VI. Cinétique de la croissance mycélienne chez les champignons. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 87 : 657-675.

JOLY P., JOLY F. et MOUCHACCA J., 1970 — Essais d'application de méthodes de traitement numérique des informations systématiques. IV. Sur l'éventualité de l'intervention d'un espace libre de Donnan cellulaire dans l'absorption des cations par les champignons. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 86 : 765-792.

KENDRICK W. B. et PROCTOR J. R., 1964 — Computer taxonomy in the Fungi imperfecti. *Canad. Journ. of Botany* 42 : 65-88.

KENDRICK W. B. et WERESUB L. K., 1966 — Attempting neo-adansonian computer taxonomy at the ordinal level in the Basidiomycetes. *Systematic Zoology* 15 : 307-329.

LAGIERE R. et JOLY P., 1971 — A propos d'*Alternaria macrospora* Zim., parasites des feuilles de cotonnier (*G. hirsutum* L.). *Coton et Fibres tropicales* 26 : 259-262.

LÉGER J. C. et PONCET S., 1976 — Application d'une méthode d'analyse factorielle au traitement des informations morphologiques dans le genre *Peniophora* Cooke (Basidiomycètes). *Bull. Soc. Myc. Fr.* 92 : 229-245.

MOUCHACCA J. et JOLY P., 1969 — Essais d'application de méthodes de traitement numérique des informations systématiques. III. Étude de l'action des variations du pH sur le développement de quelques champignons des sols désertiques. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 85 : 503-526.

MOUCHACCA J., JOLY P. et JOLY F., 1970 — Essais d'application de méthodes de traitement numérique des informations systématiques. V. Étude de l'action des fortes concentrations de NaCl sur le développement de quelques champignons des sols désertiques. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 86 : 883-910.

PONCET S., 1967 — A numerical classification of yeasts of the genus *Pichia* Hansen by a factor analysis method. *Ant. v. Leeuwenhoek* 33 : 345-358.

PONCET S., 1970 — Le genre *Hansenula* H. et P. Sydow (Ascomycètes, Endomycetaceae).

Source : MNHN, Paris

Application d'une méthode d'analyse factorielle à la taxinomie de ce groupe. Annls. Inst. Pasteur 119 : 232-248.

PONCET S., 1973 — Taxinomie numérique du genre *Kluyveromyces*. *Mycopath. Mycol. appl.* 51 : 267-281.

PROCTOR J. R. et KENDRICK W. B., 1963 — Unequal weighting in numerical taxonomy. *Nature* 197 : 716-717.

ROTHSTEIN A., 1965 — Uptake and translocation. 1. Uptake. In AINSWORTH G. C. et SUSSMAN A. S., The Fungi 1 : 429-455.

SERRÉ M. A., 1972 — Action d'un polyéthylène-glycol sur la croissance de quelques champignons. Mémoire D.E.A., Univ. de Paris VI.

WHALLEY A. J. S. et GREENHALGH G. N., 1973 — Numerical taxonomy of *Hypoxylon*. I. Comparison of classifications of the cultural and the perfect states. II. A key for the identification of british species of *Hypoxylon*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 61 : 435-454 et 455-459.

WHALLEY A.J.S. et GREENHALGH G. N., 1975 — Numerical taxonomy of *Hypoxylon*. III. Comparison of the cultural states of some *Hypoxylon* species with *Nodulisporium* species. *Trans Brit. Mycol. Soc.* 64 : 229-233.

ZAMBETTAKIS Ch. et JOLY P., 1972 — Application de traitements numériques à la systématique des Ustilaginales. I. Le genre *Melanotaenium*. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 88 : 193-208.

ZAMBETTAKIS Ch. et JOLY P., 1973 — Application de traitements numériques à la systématique des Ustilaginales. II. Le genre *Tolyposporium*. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 89 : 83-97.

ZAMBETTAKIS Ch. et JOLY P., 1975 — Application de traitements numériques à la systématique des Ustilaginales. III. Le genre *Thecaphora*. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 91 : 71-88.

Source : MNHN, Paris

LES CHAMPIGNONS ÉPIPHYLLES D'UN FRENELOPSIS DU CENOMANIEN MOYEN DE L'ANJOU (FRANCE)

par D. PONS et Ed. BOUREAU*

RÉSUMÉ. — Plusieurs champignons épiphylles fossiles ont été observés à la surface des cuticules d'un *Frenelopsis* (Gymnosperme, Coniférales) découvert dans le Cénomanien moyen de l'Anjou.

Deux formes principales ont retenu l'attention des auteurs : *Mariusia andegavensis* n. gen., n. sp. (Microthyriaceae parasite) et *Stomiopeltites cretacea* Alvin et Muir, 1970 (Micropeltidaceae épiphyte).

INTRODUCTION

Situé entre les sables grossiers dits «sables gros sel» du Cénomanien et les marnes à huîtres à *Pycnodonta biauriculata* et *Exogyra columba*, les lits argileux du Cénomanien moyen se sont révélés particulièrement riches en débris végétaux fossiles. Ils apparaissent dans la grande carrière du Brouillard située à 8 km au Nord d'Angers, mais leur extension est maximum dans le quart NE du département du Maine-et-Loire. C'est au Dr. Michel Gruet que nous devons les premières récoltes de végétaux.

Les empreintes foliaires, susceptibles d'être mises en herbier malgré un âge d'environ 100 millions d'années, ont été dégagées en ouvrant les argiles très soigneusement, feuillet par feuillet. La plupart des fragments sont intacts et parfaitement sains. Quelques exemplaires, cependant, présentent une attaque fongique sur les deux faces des feuilles, du sommet à la base de chaque article.

La cuticule, chimiquement plus résistante, était restée claire, contrastant avec les faisceaux conducteurs et avec les cellules du mésophylle à contenu noir.

* Laboratoire de Paléobotanique, Université Pierre et Marie Curie, 12 rue Cuvier, 75230 Paris Cedex 05.

Source : MNHN, Paris

Toutefois, des attaques par la potasse ou par le mélange de Schulze dilué ont été nécessaires pour obtenir la meilleure image possible des champignons épiphylles et une bonne conservation des éléments végétatifs et reproducteurs.

ASCOMYCETES HEMISPHAERIALES
Microthyriaceae Saccardo 1883

Mariusia n. gen.

DIAGNOSE

Stromas dimidiés, plats, arrondis, ostiolés ou non, formés d'hyphes sinueuses disposées radialement. Mycélium superficiel hyphopodié. Stigmopodies intercalaires. Phragmospores.

Mariusia andegavensis n. sp.
(Pl. I; PL. II, fig. 1-7)

DIAGNOSE

Stromas bruns, aplatis, 45-100 µm de diamètre formés d'hyphes sinueuses à parois épaisses rayonnant autour d'un point central; ostiolés à maturité, 10-40 µm de diamètre. Marges fimbriées. Cellules du stroma, 1-3,5 µm de diamètre et 2,5-13 µm de longueur, parois latérales épaisses, 0,75 µm et sinueuses.

Hyphes libres superficielles formant un réseau dense de couleur brun-clair, généralement ramifié à angle droit. Cellules mycéliennes, 1-4 µm de diamètre et 5-20 µm de longueur, sinueuses. Hyphopodies intercalaires nombreuses, à intervalles irréguliers, 6-8 µm de largeur maximum et 5-10 µm de longueur émettant à travers la cuticule, des suçoirs en palmette dans les cellules épidermiques sous-jacentes. Setae mycéliennes absentes.

Ascospores phragmosporées (3 septa), 6-8 µm de diamètre et 14-20 µm de longueur totale. Cellules à parois lisses et fines, brun-clair, à extrémités arrondies.

Syntypes : lames n° 8119 B/5-26 - laboratoire de Paléobotanique, Université Pierre et Marie Curie, Paris (collection Ed. BOUREAU).

Gisement : carrière du Brouillard, 8 km N de la ville d'Angers sur la route de Briollay, Maine-et-Loire, France.

Age : Cénomanien moyen.

DESCRIPTION

Les stromas sont solitaires, aplatis, arrondis, nombreux, glabres et fortement colorés en brun. Leur diamètre varie entre 45 et 100 µm (moyenne : 70-90 µm). Ils sont très légèrement bombés. Le tectum est formé d'hyphes aplaties, sinueu-

Source : MNHN, Paris

ses à disposition radiaire, courtes, plus ou moins élargies (1-4 µm) et à parois épaisses : 0,5-0,75 µm. Les marges sont irrégulièrement lobées. Lorsque les stromas atteignent 50 µm de diamètre, on peut observer, soit une plage centrale plus claire, soit un ostiole arrondi ou parfois, une ouverture irrégulière dont le diamètre atteint 10-20 µm en moyenne.

Certaines hyphes s'étendent au-delà du stroma. Les rameaux, souvent unilatéraux, sont émis à angle droit pour la plupart, quelquefois sous un angle aigu de 10 à 20 ° et ceci au tiers ou à la moitié des cellules mycéliennes. Ils s'anastomosent entre eux par des cellules de contact et peuvent s'entrecroiser en formant un feutrage. Les filaments mycéliens, d'un brun très clair, sont étroitement appliqués sur l'épiderme de l'hôte. La longueur des cellules varie entre 5 et 20 µm, leur diamètre entre 1 et 5,5 µm. Les parois latérales sont épaisses (0,50-0,75 µm) fortement sinueuses, tandis que les parois terminales sont rectilignes et d'égal diamètre tout au long des filaments.

Le mycélium superficiel porte, à intervalles irréguliers, de nombreux stigmocystes intercalaires renflés, séparés généralement par des cellules mycéliennes banales. Les dimensions et les formes des stigmocystes sont très variables sur le même filament; exemple : (longueur/diamètre maximum = 5-10 µm/6-8 µm). Le renflement est généralement médian, quelquefois unilatéral, parfois près des septa. Il n'est pas rare d'observer des stigmocystes terminaux à l'extrémité de certaines ramifications. Le mycélium court autour des stomates à la base des cellules annexes en formant des aréoles desquelles partent radialement plusieurs filaments mycéliens tout d'abord non ramifiés. A ce niveau les cellules sont moins longues, plus larges et légèrement rétrécies au niveau des septa (Pl. II, fig. 4). Chaque stigmocyste envoie un, rarement deux filaments à travers la cuticule. Celui-ci s'épanouit en une haustorie en palmette, non divisée en cellules distinctes, qui remplit la cellule épidermique ou parfois une cellule annexe du stomate. On observe rarement une pénétration directe du champignon à travers l'ostiole.

Les stromas jeunes ou adultes ne semblent pas contenir de spores. Toutefois, parmi le feutrage mycélien on remarque la présence de spores tétracellulaires brun-clair, de longueur variant entre 15 µm [lame n° 8119 B/1 (N 37)[1]] et 20 µm [lame n° 8119 B/2 (M 42.2)]. Leur largeur est de 6-8 µm. Les deux cellules centrales, plus volumineuses à la fois en largeur (7-8 µm) et en diamètre (3-5 µm), sont encadrées par une cellule terminale à bout très arrondi et par une cellule plus allongée qui se continue par le filament mycélien à stigmopodies. La paroi de la spore n'est pas continue. A la hauteur des septa il y a un étranglement très léger. Les parois atteignent 0,25 à 0,50 µm d'épaisseur.

AFFINITÉS

Les caractères présentés par ce champignon microscopique, à savoir des stro-

1. Les indications entre parenthèses correspondent aux coordonnées du graticule «The England Finder».

Source : MNHN, Paris

mas superficiels scutés, dimidiés, aplatis, ostiolés à maturité, à parois formées de cellules disposées en files radiales et des filaments mycéliens non constrictés, se rencontrent dans la famille des Microthyriaceae (ARNAUD 1918; MUELLER et v. ARX, 1962, 1973; v. ARX et MUELLER 1975).

Le mycélium est toujours de couleur brune, mais la teinte est d'intensité variable. Il court à la surface des feuilles et porte à intervalles irréguliers des stigmocystes intercalaires noduleux pourvus d'un pore. D'après ARNAUD (1918) et LUTTRELL (1973) seuls les genres *Asterinema* Baptista et Gayao, *Caudella* Müller et v. Arx, *Maublancia* Arnaud et *Platypeltella* Farr et Pollack ont ces caractères. Cependant, *Asterinema* a des ascospores bicellulaires hyalines, étroites (< 8 µm) et arrondies aux deux extrémités; *Caudella* présente des ascospores bicellulaires ayant un long appendice terminal caudé; *Maublancia* est caractérisé par des stigmocystes envoyant dans l'épiderme des suçoirs irrégulièrement coralloïdes et par des ascospores bicellulaires brunes et assez larges (> 8 µm); *Platypeltella* possède des stromas orbiculaires et des phragmospores (3 septa) hyalines, étroites, non constrictées au septum, fusoïdes et légèrement incurvées. Aucun caractère ne plaide en faveur de l'assimilation du spécimen fossile aux genres cités ci-dessus. Toutefois, hormis les phragmospores légèrement différentes, le genre *Platypeltella* présente un appareil végétatif assez proche.

Les spores septées observées sur la cuticule des rameaux de *Frenelopsis* ne seraient pas sans rappeler celles figurées dans la famille des Perisporiaceae (YARWOOD 1973), mais l'aspect des stromas est complètement différent.

D'autre part, n'ayant pas trouvé les spores *in situ* dans les stromas, nous les avons comparées à certains stades conidiaux des Hyphomycètes groupés en genres de forme. Rares sont les genres hyphopodiés (BARNETT et HUNTER 1972; KENDRICK et CARMICHAEL 1973); notons seulement : *Ampulliferina* Sutton, *Clasterosporium* Schweinitz, *Endophragmiopsis* Ellis, *Jainesia* Fragoso et Ciferri, *Mitteriella* Sydow et *Sarcinella* Saccardo. Aucun de ces genres ne possède des stigmocystes intercalaires et des conidies tétracellulaires. Les documents consultés ne nous ont pas permis une détermination précise du champignon fossile bien que son appartenance à la famille des Microthyriaceae soit à peu près certaine.

Les données fournies par les documents paléontologiques sont peu nombreuses. Les genres *Meliola* Fries, *Asterina* Leveillé, *Asterinites* (DOUBINGER et PONS 1973) et *Molinea* (DOUBINGER et PONS 1975) ont des représentants fossiles possédant des hyphopodies. Seule l'espèce *Asterina nodosaria* décrite par DILCHER en 1965 (épiderme supérieur de *Sapindus* sp.) dans les dépôts éocènes du Tennessee, U.S.A., a des hyphes produisant des ramifications opposées ou unilatérales portant de nombreuses cellules nodulaires intercalaires élargies et à parois latérales épaissies. D'après l'auteur, cette forme ressemble à *Asterolibertia couepiae* (P. Henn.) Arnaud (Asterinaceae) à la différence près que l'espèce éocène *Asterina nodosaria* ne présente aucune haustorie issue des cellules nodulaires ou des cellules mycéliennes. DILCHER n'avait observé ni corps fertiles à maturité, ni spores. Il nous est donc difficile de faire une comparaison précise.

Source : MNHN, Paris

Si le champignon fossile que nous venons d'étudier présente des affinités avec les Microthyriaceae (stromas et mycélium hyphopodié) nous ne pouvons l'assimiler à l'un quelconque des genres connus jusqu'à présent. Nous proposons un nouveau genre fossile dédié à Monsieur Marius Chadefaud et une nouvelle espèce pour cette forme découverte en Anjou :

Mariusia andegavensis n. gen., n. sp.

ASCOMYCETES HEMISPHAERIALES
Micropeltidaceae Clements et Shear 1933

Stomiopeltites Alvin et Muir 1970
Stomiopeltites cretacea Alvin et Muir 1970
(Pl. II, fig. 8-9; Pl. III, fig. 1-3)

Lames n° 8119 B/1-6. Laboratoire de Paléobotanique, Université Pierre et Marie Curie, Paris (collection Ed. BOUREAU).

Gisement : carrière du Brouillard, 8 km N de la ville d'Angers sur la route de Briollay, Maine-et-Loire, France.

Age : Cénomanien moyen.

DESCRIPTION

Corps fertiles bruns, superficiels, en forme de bouclier, arrondis, non radiés, épars, rarement confluents et glabres, 125-250 µm de diamètre. Ostiole central souvent présent (maturité), arrondi : 10-20 µm de diamètre ou ovale : 10 µm x 8-30 µm suivant l'axe observé. Stroma plat, légèrement plus épais au centre avec une paroi extérieure formée de filaments mycéliens nombreux, septés, ramifiés, sinueux et irrégulièrement lobés (plectenchyme). Cellules du stroma 1-3 µm de largeur et 3,5-30 µm de longueur.

Hyphes libres, hyalines, peu abondantes, septées ayant 1,5-3 µm de largeur et environ 2-8 µm de longueur, ramifiées à angle droit et indépendantes des stomates. Parois latérales des hyphes légèrement sinueuses. Hyphopodies absentes.

Asques, pycnides et spores non observés.

REMARQUES

Les jeunes stromas sont d'un brun très clair et non ostiolés. Les formes matures deviennent d'un brun plus sombre, simplement interrompues, soit par une plage claire centrale peu épaisse souvent recouverte par quelques hyphes sinueuses, soit par un ostiole arrondi lorsque le diamètre des stromas augmente. Les hyphes sont sinueuses et entremêlées sur plusieurs couches (texture épidermoïde in v. ARX et MUELLER 1975). Elles sont plus nombreuses et brun-sombre autour de l'ostiole, puis passent à un réticulum moins épais vers les marges où parfois on peut observer une disposition radiaire. Le plus souvent, les hyphes marginales ont tendance à revenir sur elles-mêmes s'affrontant deux à deux ou

Source : MNHN, Paris

s'enroulant. Les colonies individuelles peuvent être confluentes au niveau des marges par deux, rarement par trois.

Les hyphes libres forment un réseau peu dense, transparent, qui s'écarte radialement des stromas dans toutes les directions. Les ramifications sont peu nombreuses, souvent unilatérales et émises sous un angle droit. Les filaments mycéliens entourent les stomates au niveau des cellules annexes sans l'évidence d'une action parasite. Les cellules mycéliennes sont de forme et de taille variées mais allongées, non rétrécies au niveau des septa. Les parois latérales sont faiblement ondulées.

AFFINITÉS

Ce champignon est caractérisé par un mycélium superficiel formé d'hyphes septées, ramifiées, hyalines et non hyphopodiées et par des stromas superficiels plats, hémipérithecoïdes et ostiolés dont le tectum est composé d'un réticulum d'hyphes aplaties, lobées, sinueuses et entremêlées (texture épidermoïde). Il n'y a aucune pénétration fongique à travers la cuticule et par les stomates. Cette description correspond aux genres placés dans les Hemisphaeriales Micropeltidaceae (LUTRELL 1973; v. ARX et MUELLER 1975). L'absence de toute spore rend impossible une détermination précise et l'emploi d'un genre linnéen.

Parmi les formes fossiles décrites proches de notre échantillon, on peut retenir une espèce découverte par DILCHER en 1965 dans l'Éocène du Tennessee (U.S.A.) sur la feuille d'une Angiosperme Dicotylédone appartenant au genre *Sapindus*. Il s'agit de : *Stomiopeltis plectilis*. Toutefois, cette espèce présente des corps fertiles légèrement plus petits avec un diamètre de 100 à 210 μm.

SELKIRCK (1975), dans un travail sur les champignons tertiaires de Kiandra (Nouvelle Galle du Sud, Australie) étudia l'espèce *Plochmopeltinites masonii* (Cookson) Selkirck emend. (Microthyriaceae). La figure 1 de sa planche XII rappelle notre échantillon tout en présentant un stroma nettement plus radiaire. Cependant, il est parfois difficile d'opter pour l'une ou l'autre famille lorsque les stromas sont mal conservés ou radiaires seulement au niveau des marges.

Enfin, ALVIN et MUIR (1970) ont créé un nouveau genre : *Stomiopeltites* pour des formes ayant un mycélium réticulé sans hyphopodies et des périthèces formés d'un plectenchyme de cellules sinueuses et irrégulièrement disposées. Ils ont regroupé, dans ce genre, les champignons pouvant être rapprochés de la sous-famille des Stomiopeltoideae sans présumer des caractéristiques de leurs spores qui, le plus souvent, ne sont pas observées sur les cuticules fossiles. Ce genre de forme nous paraît plus justifié qu'un genre linnéen. On peut homologuer notre échantillon à l'espèce *S. cretacea* Alvin et Muir (1969) découverte à la surface des rameaux d'un *Frenelopsis* récoltés dans le Wealdien de l'Ile de Wight (Angleterre).

Stomiopeltites cretacea semble se développer de préférence sur un même genre phanérogamique. Il est, en effet, observé sur les cuticules de *Frenelopsis* découvertes à l'Ile de Wight (Wealdien) et dans l'Anjou français (Cénomanien

Source : MNHN, Paris

moyen). Il était intéressant de savoir si d'autres spécimens européens portaient également ce type de champignon. Ayant à notre disposition des fragments provenant du Turonien de Bagnols (Gard, France) et du Campanien inférieur de la Sainte-Baume (Var, France) étudiés respectivement par ZEILLER en 1882 et par CARPENTIER en 1937 ainsi que des rameaux du Sénonien du Portugal (Esgueira, Province de la Beira littorale), nous avons réalisé de nouvelles préparations épidermiques. Toutes les cuticules avaient été l'objet d'attaques fongiques, mais la plupart des mycéliums avaient disparu et ne subsistaient que des zones nécrosées plus claires et partiellement désorganisées.

Cependant, il est intéressant de noter ici la parfaite identité spécifique entre les cuticules d'Angers du Cénomanien moyen (BROUTIN et PONS 1975) et celles de Bagnols et de la Sainte-Baume, toutes trois associées à une faune saumâtre et à une flore de fougères, de conifères et de dicotylédones variées. Il s'agit sans aucun doute, de la même espèce botanique. Tous les caractères cuticulaires sont identiques, mais l'absence de champignons déterminables n'a pas permis de vérifier si *Stomiopeltites cretacea* était inféodé à ce type de cuticule dans le Sud de la France.

Associés au *Stomiopeltites cretacea* ou seuls à la surface de certains fragments cuticulaires (Pl. III, fig. 4-8), se développent des stromas globuleux, petits dont le diamètre varie de 10 à 50 μm (moyenne : 30-45 μm). Ils naissent et sont tout d'abord enfouis dans les stomates, puis émergent à l'extérieur. Ils sont reliés par un pied quelquefois reporté sur le côté du stomate (longueur : 10-15 μm) à un hypostroma très développé formé de filaments presque incolores, septés, de 1 à 3 μm de diamètre et à parois fines qui court sous la cuticule. Le stroma est à paroi épaisse formée de cellules sombres (exemple de mensuration : 2μm x 1μm; 2 μm x 5 μm). Il s'ouvre ultérieurement par un pore apical rond d'environ 3 μm de diamètre. Cette forme n'est pas sans rappeler le genre linnéen *Phaeocryptopus* Naumov de la famille des Venturiaceae (MUELLER et v. ARX 1962) trouvé sur les aiguilles de conifères et en particulier sur *Abies*, *Pinus* et *Pseudotsuga*. ALVIN et MUIR les ont également observés en association avec les stromas plats de *Stomiopeltites cretacea* et pensent qu'il peut s'agir là de pycnides appartenant à ce champignon. Notre échantillon, mieux conservé, montre le mycélium interne producteur de stromas globuleux et nous observons également une superposition des deux types là où les périthèces plats de *Stomiopeltites cretacea* sont présents. D'autres préparations seront nécessaires pour trancher ce problème, à savoir s'il s'agit de deux genres différents ou bien les «thyrothèces» d'une part et les pycnides d'autre part d'une même espèce fongique.

Lorsque les cuticules sont âgées, ces différents types de champignons ne sont plus visibles. Les cellules épidermiques sont envahies par un mycélium interne très dense, tandis qu'une sorte d'encroûtement sombre se dispose par plage sur la surface externe.

Source : MNHN, Paris

SPORAE DISPERSAE

Dicellaesporites Elsik 1968
Dicellaesporites sp.
(Pl. III, fig. 9)

Spore bicellulaire, inaperturée, uniseptée et brune. Largeur maximale 10 µm, longueur totale 20 µm. Elle est fusiforme, un peu arquée et lisse. Les deux cellules sont de taille et de forme inégale. L'une, à bout très arrondi, est longue de 9 µm tandis que l'autre plus allongée atteint 11 µm de longueur. On observe un très léger étranglement au niveau des septa.

Multicellaesporites Elsik 1968
Multicellaesporites sp.
(Pl. III, fig. 10)

Spore à trois cellules, inaperturée, brune et lisse. Les trois cellules sont de taille décroissante soit 6 µm de longueur, 5 µm puis 4 µm pour respectivement 8 µm, 8 µm et 7 µm de diamètre. Les parois sont fines (0,25 µm) et les extrémités arrondies. On n'observe aucun étranglement au niveau des différents septa.

Lame n° 8119 B/4 (P 45).

CONCLUSIONS

La cuticule de quelques rameaux de *Frenelopsis* (Gymnosperme, Coniférales) découverts dans le Cénomanien moyen de l'Anjou français portait de nombreux champignons épiphylles : un champignon parasite à mycélium externe (*Mariusia andegavensis* n. gen., n. sp.), une forme épiphyte (*Stomiopeltites cretacea* Alvin et Muir), deux champignons parasites à mycélium interne (endoparasites) et deux spores isolées. Nous n'avons pas observé ces champignons sur les mêmes fragments. Il est tout à fait remarquable de voir se développer *Mariusia andegavensis* presque en solitaire, alors que la forme rapprochée du genre linnéen *Phaeocryptopus* était associée de préférence à *Stomiopeltites cretacea*. Dans les cas rares où ces types sont présents sur le même fragment, l'un prédomine, tandis que les autres restent extrêmement discrets.

Lorsque les cuticules sont plus âgées, les champignons précédents disparaissent pour faire place à des encroûtemetns superficiels en relation étroite avec les filaments mycéliens internes qui remplissent la totalité des cellules épidermiques.

Stomiopeltites cretacea déjà observé dans le Wealdien de l'Ile de Wight semble préférer cette plante sempervirente qu'était *Frenelopsis*. Suivant leur degré de spécialisation, les champignons sont parfois spécifiques d'une espèce, voire d'un genre ou d'une famille, facteur édaphique, auquel s'ajoute un facteur climatique. Ils se développent, de préférence, dans une région propice à leur épanouissement.

Source : MNHN, Paris

Les sédiments qui ont fourni la flore cénomanienne sont d'anciennes vases réductrices à rares coquilles de Lamellibranches qui indiqueraient un dépôt côtier lagunaire sous un climat chaud et sec. Or le champignon ectoparasite : *Mariusia andegavensis* possède un appareil végétatif superficiel très développé, donc soumis à l'influence des conditions climatiques et en particulier à l'humidité. Nous pensons que la présence du trichome sur le pourtour des feuilles de *Frenelopsis* permettait une condensation nocturne de la vapeur d'eau de l'atmosphère au niveau des nœuds (BROUTIN et PONS 1975). Ceci devait certainement favoriser le développement du champignon ectoparasite.

Nous devons souligner qu'il s'agit de formes fossiles et non d'espèces linnéennes. L'état généralement incomplet sous lequel on rencontre ces échantillons ne permet pas toujours une comparaison aussi étroite qu'on le voudrait avec les formes vivant actuellement. Celles-ci, étudiables dans toutes leurs parties, permettent une définition beaucoup plus complète que celle qu'on peut établir avec des fragments de végétaux fossiles. Toutefois, en raison de la conservation exceptionnelle et de la rareté des échantillons qui ont fait l'objet de cette note, des renseignements très précis sur ces formes du Crétacé ont cependant pu être portés à notre connaissance.

BIBLIOGRAPHIE

ALVIN K. L. et MUIR M. D., 1970 – An epiphyllous fungus from the Lower Cretaceous. *Biol. j. Linn. Soc. G.B* . 2(1) : 55-59.

ARNAUD G., 1918 – Les Astérinées. Thèse, Faculté des Sciences, Paris, série A, n° 805, 228 p.

ARX J. A. von et MUELLER E., 1975 – A re-evaluation of the bitunicate Ascomycetes with keys to families and genera. *Stud. Mycol.* 9.

BARNETT H. L. et HUNTER B. B., 1972 – Illustrated genera of Imperfect Fungi. Burgess Pub. Cie, Minneapolis, 241 p.

BROUTIN J. et PONS D., 1975 – Nouvelles précisions sur la morphologie et la phytodermologie de quelques rameaux du genre *Frenelopsis* Schenk. *C. R. 100e Congr. nat. Soc. sav.*Paris, sci., II : 29-46.

CARPENTIER A., 1937 – Remarques sur des empreintes de *Frenelopsis* trouvées dans le Campanien inférieur du massif de la Sainte-Baume. *Ann. Mus. Hist. nat. Marseille* 28(4) : 5-14.

COOKSON I. C., 1947 – Fossil Fungi from tertiary deposits in the Southern Hemisphere I. *Proc. Linn. Soc. N. S. W.* 72 : 207-214.

DILCHER D. L., 1965 – Epiphyllous Fungi from Eocene deposits in Western Tennessee, U.S.A. *Palaeontographica* 116 B(1-4) . 1-54.

DOUBINGER J. et PONS D., 1973 – Les Champignons épiphylles du Tertiaire de Colombie. I. Le gisement de Cerrejon (Paléocène-Eocène). *C. R. 96e Congr. nat. Soc. sav.* Toulouse, sci., V : 233-252.

DOUBINGER J. et PONS D., 1975 – Les Champignons épiphylles de la formation Guaduas (Maestrichtien, Bassin de Boyaca, Colombie). *C. R. 95e Congr. nat. Soc. sav.* Reims,

Source : MNHN, Paris

1970, sci., III : 145-162.

ELSIK W. C., 1968 – Palynology of a paleocene Rockdale lignite, Milam County, Texas. I. Morphology and taxonomy. *Pollen spores* X(2) : 263-314.

KENDRICK W. B. et CARMICHAEL J. W., 1973 – Hyphomycetes *in* AINSWORTH et al. The Fungi, Academic Press, N. Y. et Londres, T. IV (A) : 323-509.

LUTTRELL E. S., 1973 – Loculoascomycetes in the Fungi and advanced treatise *in* AINSWORTH et al., The Fungi, Academic Press, N. Y. et Londres, T. IV (A) : 135-219.

MUELLER E. et ARX J. A. von, 1962 – Die Gattungen der didymosporen Pyrenomyceten *in* Beitrage zur Kryptogamenflora der Schweiz, Wabern-Bern, 11 (2), 922 p.

MUELLER E. et ARX J. A. von, 1973 – Pyrenomycetes : Meliolales, Coronophorales, Sphaeriales *in* AINSWORTH et al., The Fungi, Academic Press, N. Y. et Londres, T. IV (A) : 87-132.

SELKIRCK D. R., 1975 – Tertiary fossil Fungi from Kiandra, New South Wales. *Proc. Linn. Soc. N. S. W.* 100(1) : 70-94.

YARWOOD C. E., 1973 – Pyrenomycetes : Erysiphales *in* AINSWORTH et al. The Fungi, Academic Press, N. Y. et Londres, T. IV (A) : 323-509.

ZEILLER R., 1882 – Observations sur quelques cuticules fossiles. *Ann. Sci. nat., Bot.*, Sér. 6, 13 : 217-238.

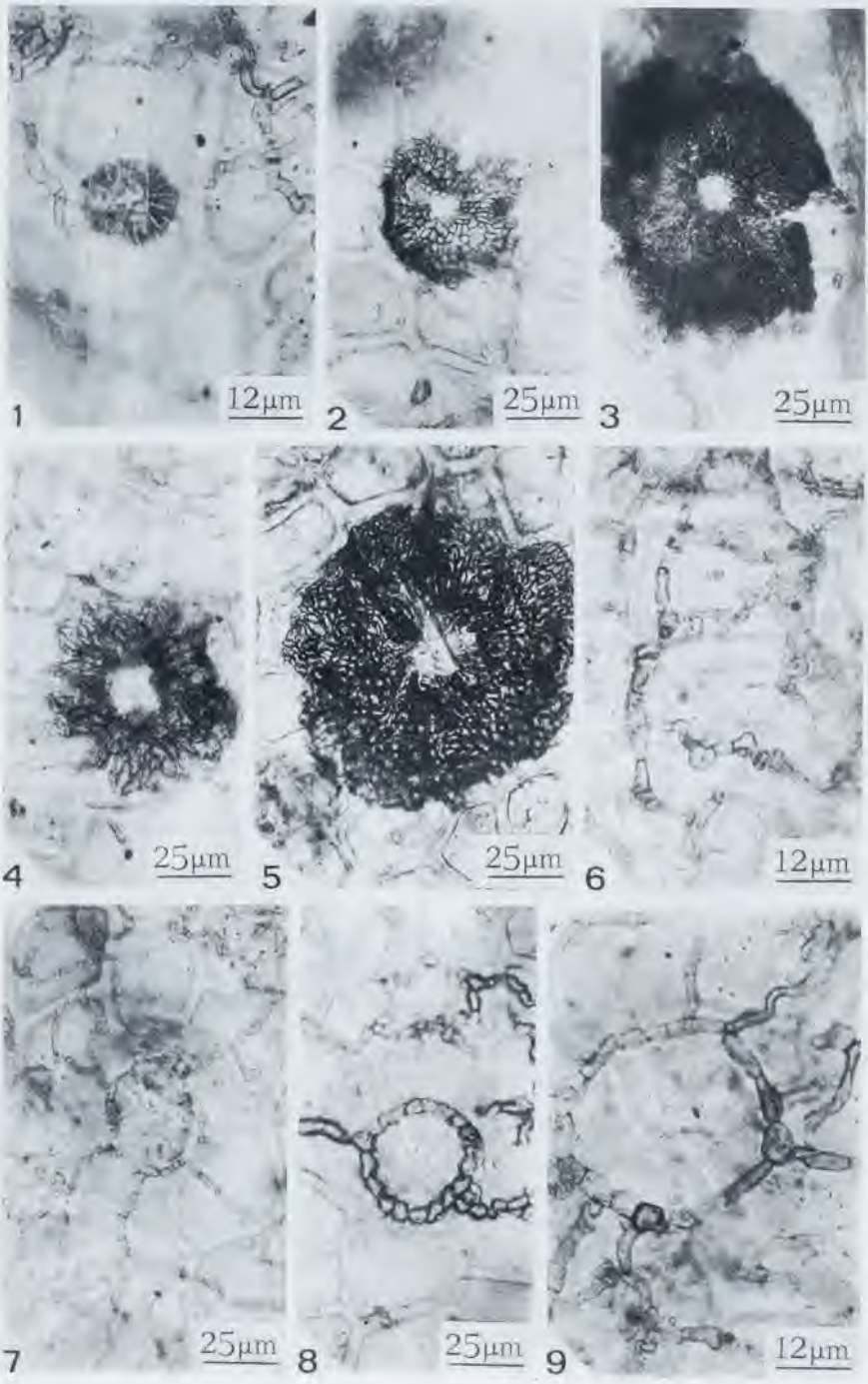
LÉGENDES DES PLANCHES

Pl. I. – *Mariusia andegavensis* n. gen., n. sp. – 1-5 : stromas à plusieurs stades de leur développement. – 6-9 : divers aspects de l'appareil végétatif (hyphes mycéliennes et stigmocystes intercalaires).

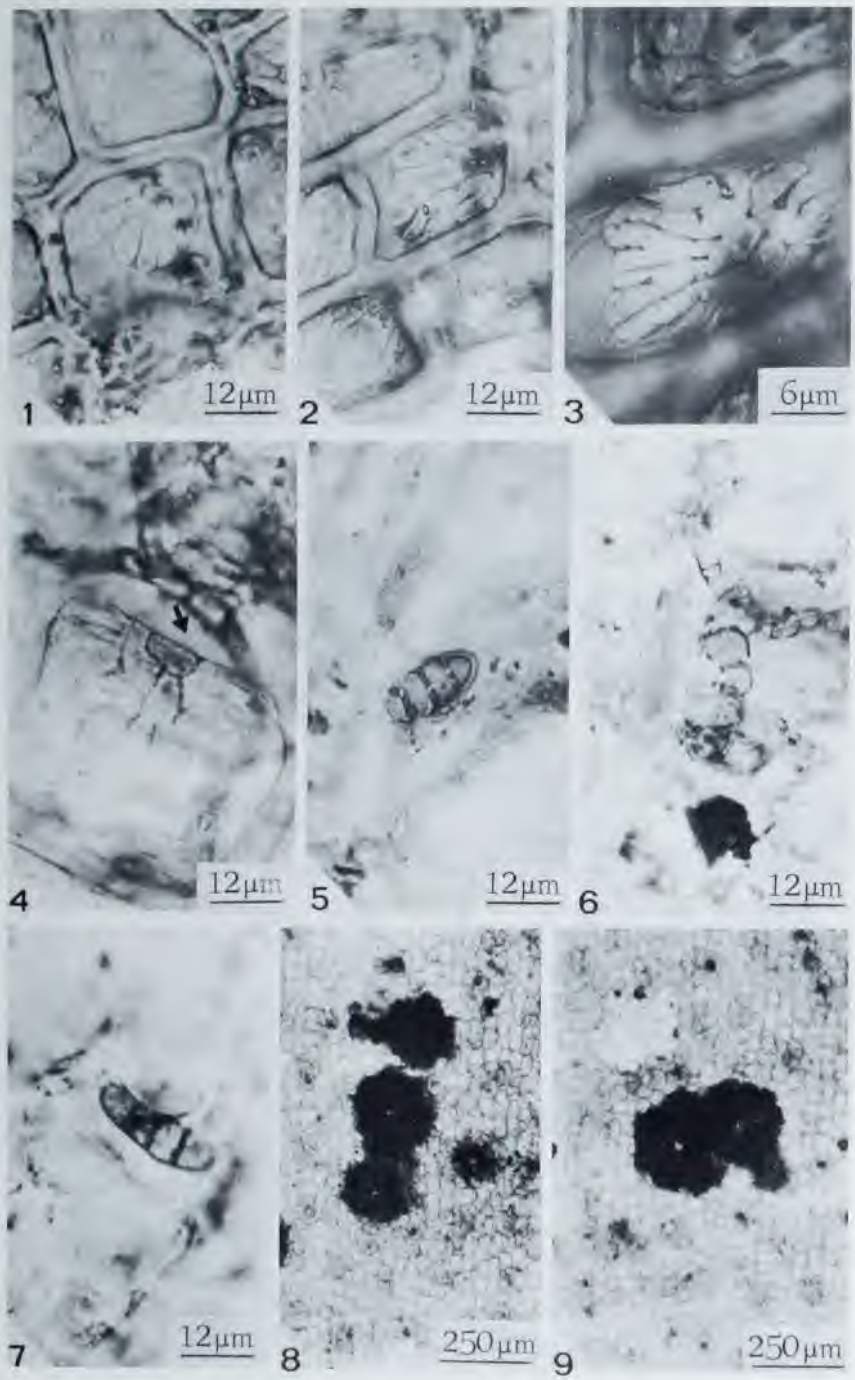
Pl. II. – 1-7 : *Mariusia andegavensis* n. gen., n. sp. – 1-3 : suçoirs en palmettes. – 4 : perforation de la cuticule par un fin canalicule (flèche) issu du stigmocyste - formation d'un suçoir. – 5-7 : phragmospores. – 8-9 : *Stomiopeltites cretacea* Alvin et Muir - stromas à la surface de la cuticule d'un *Frenelopsis*.

Pl. III. – 1-3 : *Stomiopeltites cretacea* Alvin et Muir. – 1 : vue générale des stromas épiphylles. – 2-3 : détail de la marge des stromas plectenchymateux. – 4-8 : champignon parasite présentant un mycélium interne très développé émergeant au niveau des stomates pour former des stromas globuleux qui s'ouvrent à maturité. – 9 : *Dicellaesporites* sp. – 10 : *Multicellaesporites* sp.

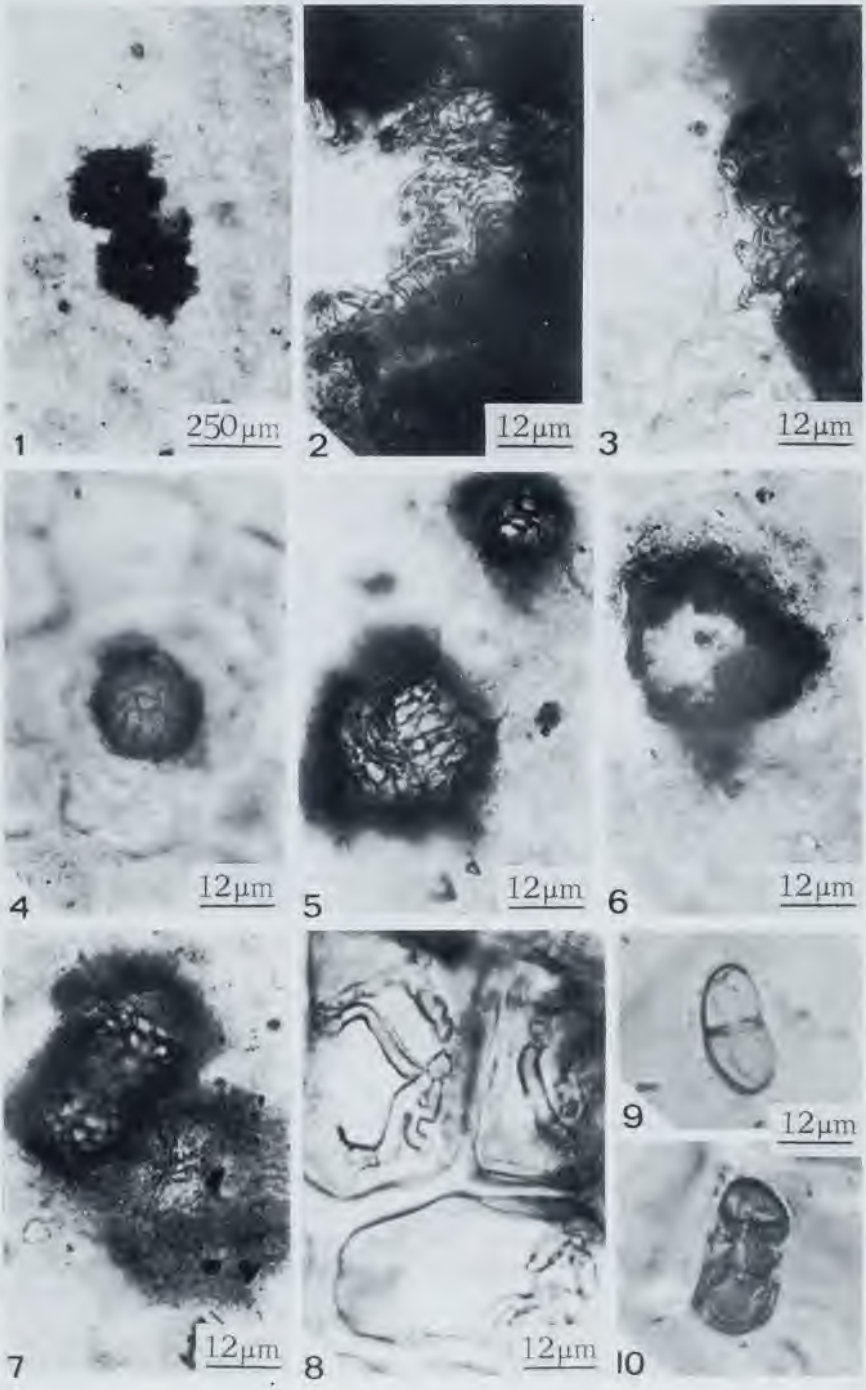
Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

A PROPOS DE L'APPENDICE HILAIRE DES BASIDIOSPORES : ORGANISATION DE LA PARTIE PROXIMALE SPORIQUE CHEZ QUELQUES GASTEROMYCETES

par J. PERREAU *

RÉSUMÉ. — Des observations effectuées chez quatre espèces appartenant aux genres *Anthurus, Hysterangium, Hymenogaster* et *Chamonixia* permettent de constater que l'appendice, dans la région proximale sporique des Gastéromycètes, est formé, selon le niveau d'abscission, par la totalité ou seulement la partie apicale de la paroi stérigmatique, sous le septum qui délimite l'organe sporal. Ce septum est accompagné ou non d'un bouchon endosporique comme chez les spores d'Hyménomycètes avec lesquelles une comparaison structurale est établie.

SUMMARY. — Some observations have been taken in four species, one in each of genera *Anthurus, Hysterangium, Hymenogaster* and *Chamonixia*. With this study, the appendix in the proximal region of the spores of the Gasteromycetes appears to be formed wholly by the sterigmatic wall or only by the apical part of this, according to the level where it is cut off. Between the appendix and the spore body is a septum to which is joined or not an endosporic callus as in the spores of the Hymenomycetes with which a structural comparison is proposed.

Actuellement, si la structure de l'appendice hilaire chez les basidiospores d'Hyménomycètes apparaît diversement interprétée, certes, mais assez bien connue grâce aux multiples recherches menées en microscopie électronique sur la constitution des parois, il n'en va pas de même pour les Gastéromycètes. Dans ce groupe de champignons, en effet, l'architecture de la région proximale des spores, souvent observée avec le microscope à balayage, n'a été par contre, jusqu'à maintenant, que fort rarement analysée à l'aide de sections ultrafines (BRONCHART et DEMOULIN, 1973).

* Laboratoire de Cryptogamie du M.N.H.N., 12 rue de Buffon, 75005 Paris. L. A. N° 257 (C. N. R. S.).

Source : MNHN, Paris

Pourtant, la morphologie extrêmement variée du pédicelle basal, chez les *Lycoperdaceae* notamment, a depuis longtemps retenu l'attention des mycologues qui ont, de ce fait, cherché à en déterminer la nature sporale ou stérigmatique-basidiale. Ainsi ROLLAND (1906) estimait que le très long pédicelle des spores de *Bovista plumbea* pouvait correspondre entièrement ou seulement en partie à l'appendice hilaire tel qu'on le voit chez les spores à symétrie bilatérale. GILBERT, quant à lui, écrivait que «dans sa chute, la spore emporte fréquemment une partie ou même la totalité du stérigmate attaché à son hile» (1927). Plus récemment, en prenant comme principal exemple les organes sporaux d'*Hymenogaster*, MALENÇON (1950, 1959) est parvenu à une conclusion de portée générale car elle s'appuie sur la caractérisation des phases volumétriques qui se succèdent au cours de la basidiosporogenèse. Selon cet auteur, le col ou le pédicelle hilaires des spores de Gastéromycètes sont formés par l'hémisphère inférieur de l'apophyse sporogène, hémisphère qui ne subit pas de dilatation et «demeure finalement à la base de la spore, dans le prolongement de son axe» : le col hilaire se révèle donc comme étant exactement «l'homologue de l'appendice hilaire arrondi et latéral des spores d'Hyménomycètes».

Or, les observations que nous avons effectuées à ce sujet en microscopie à transmission chez deux espèces parmi les Phallales (*Anthurus archeri* et *Hysterangium stoloniferum*) et deux autres parmi les Hyménogastrales (*Hymenogaster vulgaris* et *Chamonixia caespitosa*), nous conduisent vers une interprétation quelque peu différente. Elles ont également permis de préciser les modalités d'organisation pariétale à la base de telles spores et d'en faire apparaître la relative simplicité sous une diversité d'aspects dont nous présenterons quelques exemples. Tout naturellement, enfin, nous avons été amenée, devant l'ensemble de ces données, à établir une comparaison avec l'architecture de l'appendice hilaire chez les spores d'Hyménomycètes.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Afin de réaliser des coupes destinées à l'examen en microscopie électronique à transmission, des parcelles de gleba ont été prélevées sur des basidiocarpes frais appartenant aux espèces suivantes : *Anthurus archeri* (Berk.) E. Fischer (Loiret; exposition du Laboratoire de Cryptogamie), *Hysterangium stoloniferum* Tul. et *Hymenogaster vulgaris* Tul. (Jura; leg. G. Brouard; det. J. Perreau), *Chamonixia caespitosa* Roll. (Haute-Savoie; leg. et det. A. Capellano). Ces fragments ont été fixés dans une solution de glutaraldéhyde à 3% tamponnée par du cacodylate de sodium, postfixés par du tétroxyde d'osmium à 2% dans le même tampon, puis déshydratés et inclus dans de l'Epon. Les coupes, contrastées par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb, ont été examinées avec un microscope Hitachi au Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, à Paris.

Pour l'observation au microscope électronique à balayage, des basidiospores provenant d'*exsiccata* conservés dans les Herbiers du Laboratoire de Cryptogamie (PC) ont été dispersées dans une goutte d'alcool à 80°; après dessiccation,

Source : MNHN, Paris

elles ont été soumises, sous vide, à un ombrage métallique d'or-palladium, puis examinées à l'aide d'un appareil Stereoscan au Laboratoire de Géologie du Muséum, à Paris.

ORGANISATION DE LA RÉGION PROXIMALE SPORIQUE CHEZ :

1. *Anthurus archeri* (Clathraceae, Phallales) (Pl. I, A, B et C)

Les spores de cette espèce sont des corpuscules ellipsoïdes ou claviformes, parfois irréguliers, mesurant 5-6 × 2-3 μm en moyenne et entourés d'une paroi réfringente assez épaisse; elles présentent un appendice en collerette, comme on en voit, moins marqué encore, à la base des spores de *Clathrus ruber*, de *Phallus impudicus* ou des *Rhizopogon*, par exemple.

Sur une coupe de spores non détachées de la baside, il est possible d'observer qu'une partie de la paroi de celle-ci se prolonge autour du corps sporal; il s'agit de la pellicule externe, de l'assise externe et de l'assise moyenne qui deviennent respectivement l'ectospore, la périspore et l'épispore, d'épaisseur uniforme autour de la spore, la différenciation s'effectuant progressivement au niveau du très court stérigmate. D'autre part, l'assise moyenne, qui se renforce et apparaît opaque aux électrons, constitue une cloison par des feuillets se détachant et enserrant une lamelle intermédiaire transparente au rayonnement électronique. Ce septum diffère légèrement dans sa construction de la cloison hyphale typique, avec dolipore, des Basidiomycètes, mais se révèle semblable à celui que KHAN et TALBOT (1976) ont décrit à la base du protostérigmate dans la baside des *Tulasnella*. Il isole le cytoplasme basidial, entouré par une membrane cytoplasmique et une assise interne, du cytoplasme sporal qui «s'enkyste» à l'intérieur d'une épaisse couche endosporique. Le feuillet distal de la cloison en lentille biconcave est, en quelque sorte, masqué par l'endospore qui, dès son apparition, s'y applique étroitement; toutefois, on peut distinguer nettement la structure de la cloison chez des spores anormalement développées et ne possédant pas de couche endosporique.

Lorsqu'elle se sépare de la baside, la spore emporte, sous le septum formé par l'assise moyenne devenue épispore, un appendice en collerette, uniquement constitué par la paroi épaissie du stérigmate vidé de son cytoplasme.

2. *Hysterangium stoloniferum* (Hysterangiaceae, Phallales) (Pl. II, A et B).

L'organisation est identique chez les spores de l'*Hysterangium stoloniferum*, si ce n'est que les longues spores elliptiques et brunâtres, de 20-24 × 6-7 μm, apparaissent finement verruqueuses. L'interprétation comme épispore de la couche fondamentale des spores lisses d'*Anthurus* se trouve justifiée, puisque se marque ici clairement la distinction entre épispore et exospore déterminant

Source : MNHN, Paris

une ornementation par son irrégularité. Cette exospore se différencie de façon continue sur les deux faces internes de la périspore dilatée, issue de l'assise basidiale externe et cernée par la «pellicule externe - ectospore»; cependant, la couche exosporique édifie également au sein de la périspore des piliers et des amas d'aspects très variables, naissant déjà au niveau du court stérigmate. Il est à remarquer, en outre, que l'étroit septum correspond à la petite base d'un épaississement trapézoïdal endosporique, fort important, mais non individualisé.

3. *Hymenogaster vulgaris* (Hymenogastraceae, Hymenogastrales) (Pl. III, A, B et C).

Par contre, chez l'*Hymenogaster vulgaris*, cet épaississement se révèle distinct de l'endospore proprement dite, sous la forme d'une condensation, d'un bouchon que sa compacité rend plus ou moins opaque aux électrons et dans lequel on discerne des zones concaves de dépôt. Apparaissant très réfringent en coupe optique, au microscope photonique, il est cependant dissimulé sous une paroi épaisse du fait de l'épispore, en particulier au niveau du stérigmate.

L'épispore renforce en effet notablement la paroi du stérigmate assez allongé et c'est ainsi qu'est constitué l'appendice large, cylindracé ou un peu renflé que portent les spores. Celles-ci, brunes, de grande taille - 20-30 X 12-15 μm en général -, fusiformes, sont ornées de massifs verruqueux désordonnés ou disposés en côtes. L'ornementation, décrite par MALENÇON (1929) qui l'attribuait à la périspore, est due à l'exospore, couche pigmentée dans ce cas, formée par modification de la substance périsporique.

4. *Chamonixia caespitosa* (Hymenogastraceae, Hymenogastrales) (Pl. IV, A, B et C).

Dans cette espèce, les spores ressemblent à celles de certains *Hymenogaster* : brunes, largement ellipsoïdes, mesurant 16-22 X 12-14 μm, elles sont couvertes de fortes côtes irrégulières qui partent d'un appendice cylindracé.

La paroi sporique très épaisse comprend une endospore, une épispore, une exospore qui semble s'être entièrement substituée à la périspore, une ectospore; elle s'épanouit seulement au-dessus du niveau de la cloison, tandis que celle de l'appendice reste mince. Bien individualisé, le bouchon endosporique se distingue nettement comme une masse longuement trapézoïdale, légèrement étranglée en son milieu. Il existe d'ailleurs un rapport harmonieux de proportions entre cette hauteur, l'épaisseur de la paroi et le volume régulier qu'occupe le cytoplasme quand arrive le terme du développement.

Pour chacun des quatre cas envisagés, nous avons retrouvé une paroi sporique composée des couches : endospore, épispore, périspore/exospore, ectospore, reconnues parmi les Hyménomycètes (PERREAU-BERTRAND, 1967; PERREAU, 1976). Sauf en ce qui concerne l'endospore, ces enveloppes se présentent

Source : MNHN, Paris

en continuité avec les zones de la paroi basidiale : l'exospore même apparaît déjà différenciée dans l'assise externe (périspore), au niveau du stérigmate. De telles observations viennent appuyer l'opinion des auteurs qui considèrent la basidiospore comme un kyste endosporique dans un sac sporangial (MALENÇON, 1959), l'équivalent d'un sommet d'asque (CHADEFAUD, 1974) ou un article hyphal renforcé par l'endospore (PERREAU, 1976).

Nous avons vu d'autre part que l'«assise basidiale moyenne-épispore» élaborait le septum séparant les cytoplasmes basidial et sporal. L'interprétation suivante peut donc être avancée : de la baside à cette cloison, la paroi appartient au stérigmate et l'appendice des spores étudiées est de nature stérigmatique, tandis qu'au-dessus, il s'agit de la paroi sporique.

Il serait fort imprudent de généraliser, en raison, non seulement du manque de documents à ce sujet, ainsi que nous l'écrivions plus haut, mais également de l'hétérogénéité bien connue des Gastéromycètes à affinités agaricoïdes ou non; n'en prenons qu'un seul exemple avec les spores d'*Hydnangium carneum* qui présentent un appendice hilaire semblable à ceux d'Hyménomycètes gymnocarpes. Cependant, à l'intérieur de familles ou de genres, dans le groupe des Gastéromycètes «vrais», des homologies se manifestent et il paraît probable que l'organisation de la région proximale sporique, avec ou sans bouchon endosporique individualisé, y offre les mêmes modalités; d'ailleurs, quelques indications semblent étayer une telle hypothèse : chez *Mycenastrum corium* (BRONCHART et DEMOULIN, 1973) et *Scleroderma citrinum* (PERREAU, inéd.), la structure est identique à celle que nous avons examinée pour *Hysterangium stoloniferum*; dans le genre *Le Ratia* (HEIM, 1968), un bouchon endosporique se révèle nettement délimité. C'est donc par sa forme plutôt que par son architecture que varie l'appendice proximal.

DIVERSITÉ MORPHOLOGIQUE DE L'APPENDICE SPORIQUE PARMI LES GASTÉROMYCÈTES « VRAIS »

A de nombreuses reprises, nous avons publié, pour étudier l'ornementation chez différents genres de ce vaste groupe, des photographies de spores avec leur appendice (PERREAU, 1971 a, 1971 b, 1976; HEIM et PERREAU, 1971); en voici d'autres exemples.

Toutes les caractéristiques dimensionnelles interviennent dans la variation morphologique et rendent l'appendice très diversifié : pédicelle en long tube des *Bovista* et *Lycoperdon* (*L. pulcherrimum*, Pl. V, A); pédicelle encore, mais plus ou moins court, des *Mycenastrum, Calvatia, Lycoperdon* (*L. pseudopusillum*, Pl. V, B), voisin de celui, cylindracé, parfois en tonnelet, des *Hymenogaster* (*H. Klotzschii*, Pl. III, A) et *Chamonixia* (Pl. IV, A et B); appendice tronconique, inclus ou non dans l'ornementation, de *Queletia* et certains *Tulostoma* (Pl. V, C et D); en large collerette chez les *Scleroderma* et *Pisolithus* (*P. arhizus*, Pl. VI, A et B); en discrète cupule chez les Phallales; ne se manifestant que par un

Source : MNHN, Paris

rebord annulaire chez d'autres *Tulostoma* (*T. tuberculatum*, Pl. VI, C et D), parmi les *Phellorinia* ou les *Geastrum* (*G. velutinum*, Pl. VI, E); enfin appendice presque inexistant, réduit à une plaque circulaire légèrement concave (*Broomeia*) ou à une simple fossette faiblement creusée chez *Calostoma* ou *Battarraea* (*B. Gaudichaudii*, Pl. VI, F).

Bien qu'apparemment indépendante de la Taxonomie - un même aspect se retrouve dans des taxa qu'aucune affinité ne lie -, la morphologie de l'appendice en dépend toutefois dans une certaine mesure, par l'intermédiaire de la conformation du stérigmate, conformation qui est caractéristique de quelques groupements. En effet, le diverticule proximal de la spore garde la forme presque cylindrique ou diversement tronconique du stérigmate; comme pour ce dernier, le septum marque sa limite distale, tandis que sa profondeur varie en fonction du niveau auquel se produit la séparation libérant l'organe sporal. La disjonction semble se réaliser dans la zone de moindre résistance, où s'amorce - mais sous quel déterminisme? - l'induration de la paroi et c'est pourquoi l'appendice correspond à la totalité ou seulement à la partie apicale de la paroi stérigmatique (chez les Lycoperdons notamment).

Il faut remarquer que, même dans le cas des spores dites sessiles, l'élément sporal des Gastéromycètes «vrais» emporte le septum qui l'a délimité. Une telle organisation se révèle bien différente de celle que l'on connait chez les Hyménomycètes et une comparaison structurale paraît nécessaire.

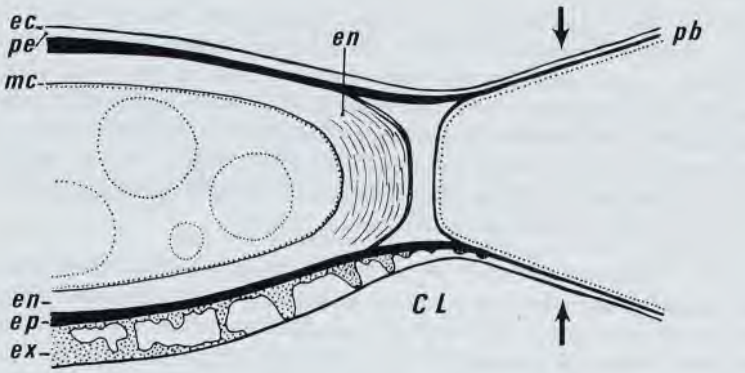
COMPARAISON STRUCTURALE AVEC L'APPENDICE HILAIRE DES SPORES D'HYMÉNOMYCÈTES

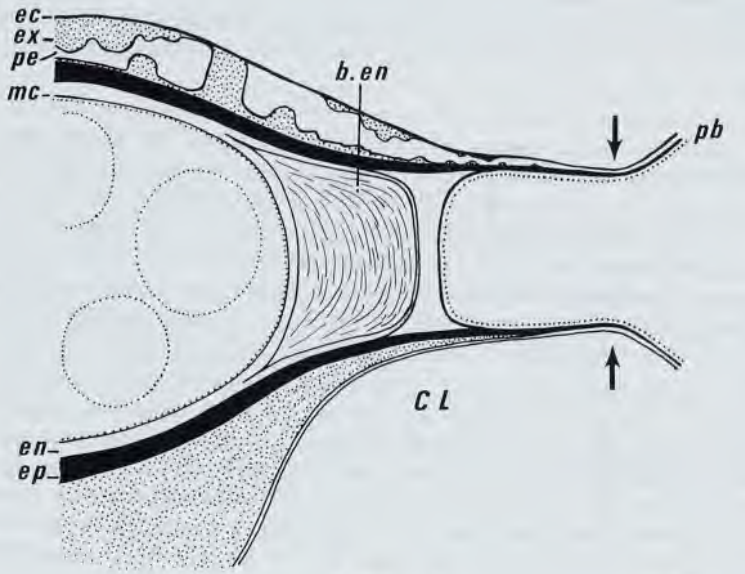
Grâce aux travaux de MALENÇON, on sait que la protubérance arrondie ou étirée, plus ou moins volumineuse et individualisée par rapport au corps sporal, située à la base des spores à symétrie bilatérale, représente l'hémisphère intérieur de l'apophyse sporogène. L'architecture de cet appendice a été fréquemment étudiée en microscopie électronique (WELLS, 1965; PERREAU-BERTRAND, 1967; CLÉMENÇON, 1970; BESSON, 1971; ANTOINE-BESSON, 1972; ANTOINE-BESSON et KUHNER, 1972; KUHNER, 1973; KELLER,

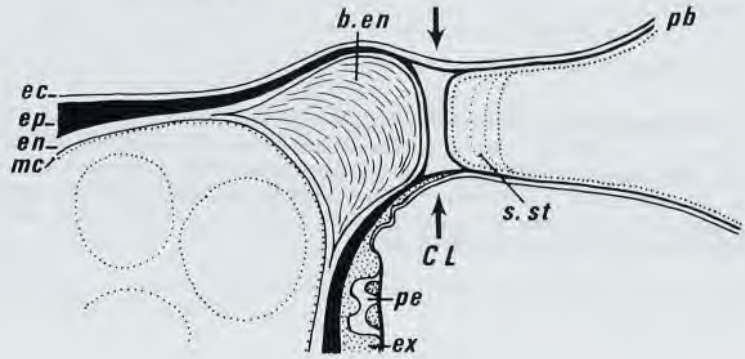
Fig. 1. — Trois modalités structurales de l'appendice hilaire des basidiospores : schéma comparatif mettant en évidence l'organisation de la région proche de la cloison (septum), chez les spores à symétrie axiale des Gastéromycètes, en l'absence de bouchon endosporique (a), avec présence de bouchon endosporique (b); chez les spores à symétrie bilatérale et possédant un bouchon endosporique, des Hyménomycètes (c).

Les flèches indiquent le niveau habituel d'abscission de la spore. (pb : paroi de la baside - CL : cloison - b. en : bouchon endosporique - s. st : épaississement au sommet du stérigmate - mc : membrane cytoplasmique - en : endospore - ep : épispore - ex : exospore - pe : périspore - ec : ectospore).

Source : MNHN, Paris







Source : MNHN, Paris

1974; OLAH et REISINGER, 1974; HUGUENEY, 1975; CAPELLANO et KUHNER, 1975; Mc LAUGHLIN, 1977); bien que souvent nommé «apicule», on le qualifie habituellement de «hilaire» car il porte la trace de son insertion sur le stérigmate. Avant l'émission de l'organe sporal, cette surface cicatricielle, décrite chez les Agaricales par PEGLER et YOUNG (1969), appartient à une cloison dont la structure détaillée demeure encore imprécisée (OLAH et REISINGER, 1974; HUGUENEY, 1975; HOCH et SETLIFF, 1976), mais dont WELLS (1965) a été le premier à proposer un schéma, sans indiquer toutefois le tracé exact de l'épispore et la continuité des différentes couches.

En réunissant tous ces résultats et en tenant compte de nos observations personnelles, nous avons établi un diagramme permettant de comparer l'organisation proximale sporique (avec bouchon endosporique) d'un Hyménomycète à celle que nous venons d'interpréter chez certains Gastéromycètes (Fig. 1). Il apparaît alors clairement, que, le niveau d'abscission de l'élément sporal étant différent puisque la cloison elle-même est dissociée chez les Hyménomycètes, l'appendice proximal des spores de Gastéromycètes n'équivaut pas à l'appendice hilaire de ceux-là, non plus d'ailleurs qu'à l'hémisphère non dilaté de l'apophyse sporogène.

Cette conclusion nous engage à aborder un problème de nomenclature que JOSSERAND (1952) a longuement traité : le terme d'appendice qui, par sa définition, évoque un diverticule ajouté, venant en supplément, est-il bien approprié à la désignation d'une protubérance dans un cas, d'un pédicelle ou d'une collerette dans l'autre, qui, tous, se constituent dès le début du développement sporal? Peut-on qualifier de «hilaire» la région stérigmatique vestigiale emportée par la spore de certains Gastéromycètes? A cet égard, on peut dire que la partie stérigmatique offre évidemment une étroite zone annulaire d'insertion sur la baside. En ce qui concerne le mot «appendice», l'emploi, recommandé par JOSSERAND et suivi par de nombreux auteurs, du nom «apicule» résoudrait la question; cependant, la définition de «pointe. . . aiguë» ne s'accorde guère avec la forme subglobuleuse ou tronquée que permettent de découvrir les techniques de microscopie électronique. Quant à l'appendice proximal des spores de Gastéromycètes, peut-être pourrait-on reprendre, à son sujet, le terme de «pédoncule» par lequel BERKELEY désignait, chez les Hyménomycètes, l'apicule des spores.

MM. A. Capellano (Laboratoire de Mycologie associé au C.N.R.S., Université Claude Bernard, Lyon I) et G. Brouard nous ont communiqué plusieurs exemplaires de Gastéromycètes; Mme M. Dumont et Mlle E. Bury (Lab. Crypt. Mus.), M. J.-P. Bossy (Lab. Géol. Mus.) nous ont assuré leur collaboration en photographie et microscopie électronique, pour la réalisation de cette note qui a partiellement bénéficié d'une subvention de l'E.P.H.E. Nous les en remercions tous bien vivement.

Source : MNHN, Paris

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANTOINE-BESSON M., 1972 — Contribution à la connaissance de l'infrastructure de la paroi sporique des Hyménomycètes. Thèse, Université Claude Bernard, Lyon I, 32 p.

ANTOINE-BESSON M. & KUHNER R., 1972 — Les couches de la paroi sporique des Rhodophyllacées (Agaricales) et leurs différenciations. *C. R. Acad. Sci., Paris* , sér. D, 275 : 1489-1494.

BERKELEY M.J., 1838 — On the fructification of the pileate and clavate tribes of Hymenomycetous Fungi. *Ann. Nat. Hist.* 1 : 81-101.

BESSON M., 1971 — Ultrastructure de la paroi sporique des *Laccaria* Berk. et Br. (Agaricales). *C. R. Acad. Sci., Paris*, sér. D, 272 : 1078-1081.

BRONCHART R. & DEMOULIN V., 1973 — Ultrastructure de la paroi sporale des Gastéromycètes *Mycenastrum corium* et *Abstoma reticulatum* en rapport avec leur position systématique. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique* 106 : 267-272.

CAPELLANO A. & KUHNER R., 1975 — Architecture de la paroi sporique des Volvariacées (Basidiomycètes - Agaricales) en microscopie photonique et électronique. *Bull. Soc. Linn. Lyon* 44 : 4-21.

CHADEFAUD M., 1974 — Du sommet de l'asque à ceux de la baside; une nouvelle interprétation morphologique des basidiospores. Travaux mycologiques dédiés à R. Kühner. *Bull. Soc. Linn. Lyon* 41, n° spécial : 97-107.

CLÉMENÇON H., 1970 — Bau der Wände der Basidiosporen und ein Vorschlag zur Bennenung ihrer Schichten. *Zeitschr. Pilzk.* 36 : 113-133.

GILBERT E.J., 1927 — *La spore des Champignons Supérieurs.* Paris, Le François, 219 p.

HEIM R., 1968 — Nouvelles recherches sur les *Le Ratia* Pat. *Rev. de Myc.* 33 : 137-154.

HEIM R. & PERREAU J., 1971 — Étude ornementale de basidiospores au microscope électronique à transmission (Russules tropicales et Gastéromycètes). In : Scanning Electron Microscopy Systematic and Evolutionary Applications, V.H. Heywood ed., New York & London, Acad. Press : 251-284.

HOCH H.C. & SETLIFF E.C., 1976 — Sterigma and basidiospore development in *Poria latemarginata. Mem. New York Bot. Gard.* 20 : 98-104.

HUGUENEY R., 1975 — Morphologie, ultrastructure et développement de l'apicule des spores de quelques Coprinacées : étude particulière du *punctum lacrymans. Bull. Soc. Linn. Lyon* 44 : 249-256.

JOSSERAND M., 1952 — *La description des Champignons Supérieurs.* Paris, Lechevalier, 338 p.

KELLER J., 1974 — Contribution à la connaissance de l'infrastructure de la paroi sporique des Aphyllophorales. Thèse, Université de Neuchâtel (Suisse), 62 p.

KHAN S.R. & TALBOT P.H.B., 1976 — Ultrastructure of septa in hyphae and basidia of *Tulasnella. Mycologia* 68 : 1027-1036.

KUHNER R., 1973 — Architecture de la paroi sporique des Hyménomycètes et de ses différenciations. *Persoonia* 7 : 217-248.

Mc LAUGHLIN D.J., 1977 — Basidiospore initiation and early development in *Coprinus cinereus. Amer. J. Bot.* 64 : 1-16.

MALENÇON G., 1929 — Observations sur les ornements des spores chez les Champignons. *Arch. Bot.* 3, *Bull. mens.* n° 7 : 121-129.

MALENÇON G., 1950 — A propos de la sporogenèse chez les Basidiomycètes angiocarpes. *Rev. de Myc.* 15 : 138-145.

Source : MNHN, Paris

MALENÇON G., 1959 — La sporogenèse des *Hymenogaster* et ses enseignements. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 75 : 99-131.

OLAH G.M. & REISINGER O., 1974 — L'ontogénie des téguments de la paroi sporale en relation avec le stérigmate et la gouttelette hilaire chez quelques Agarics mélanosporés. *C. R. Acad. Sci., Paris*, sér. D, 278 : 2755-2758.

PEGLER D.N. & YOUNG T.W.K., 1969 — Ultrastructure of basidiospores in Agaricales in relation to taxonomy and spore discharge. *Trans. Brit. mycol. Soc.* 52 : 491-496.

PERREAU-BERTRAND J., 1967 — Recherches sur la différenciation et la structure de la paroi sporale chez les Homobasidiomycètes à spores ornées. *Ann. Sci. Nat., Bot.* sér. 12, 8 : 639-746.

PERREAU J., 1971 a — L'ornementation sporale chez les Lycoperdons. *Ann. Sci. Nat., Bot.*, sér. 12, 12 : 127-146.

PERREAU J., 1971 b — A propos des *Mycenastrum* représentés ou décrits par N. Patouillard. *Rev. de Myc.* 36 : 81-95.

PERREAU J., 1976 — Développement, morphologie et structure de la basidiospore (chez les Homobasidiomycètes). *L'Information Scientifique* 31 : 55-75.

ROLLAND L., 1906 — Observations sur le *Mycenastrum corium* Desv. et sur le *Bovista plumbea* Pers. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 22 : 109-115.

WELLS K., 1965 — Ultrastructure features of developing and mature basidia and basidiospores of *Schizophyllum commune*. *Mycologia* 57 : 236-261.

Source : MNHN, Paris

LÉGENDES DES PLANCHES

Échelle : sur chaque photographie, le trait représente 1 μm.

Planche I. — Structure des spores chez *Anthurus archeri* (Berk.) E. Fischer.

A : Spores encore attachées à la baside.

B et C : Mise en évidence de la constitution pariétale et de l'organisation au niveau du septum. (Cl. Lab. Crypt. Mus.).

Planche II. — Structure des spores chez *Hysterangium stoloniferum* Tul.

A et B : Détails de l'organisation dans la région proximale (Cl. Lab. Crypt. Mus.).

Planche III. — Structure des spores d'*Hymenogaster*.

A : Spore irrégulièrement verruqueuse d'*Hymenogaster Klotzschii* Tul., présentant un large pédoncule (Cl. Lab. Géol. Mus.).

B : Organisation au niveau du septum et du bouchon endosporique chez *Hymenogaster vulgaris* Tul. (Cl. Lab. Crypt. Mus.).

Planche IV. — Ornementation et structure sporales chez *Chamonixia caespitosa* Roll.

A et B : Spore ornée de côtes épaisses; détail du pédoncule (Cl. Lab. Géol. Mus.).

C : Mise en évidence de l'architecture au niveau du septum et du bouchon endosporique (Cl. Lab. Crypt. Mus.).

Planche V. — Diversité morphologique du pédoncule sporique chez les Gastéromycètes « vrais ».

A : *Lycoperdon pulcherrimum* Berk. et Curt.
B : *Lycoperdon pseudopusillum* Lloyd
C : *Queletia mirabilis* Fr.
D : *Tulostoma exasperatum* Mont. (Cl. Lab. Géol. Mus.).

Planche VI. — Diversité morphologique du pédoncule sporique chez les Gastéromycètes « vrais ».

A et B : *Pisolithus arhizus* (Pers.) Rausch.
C et D : *Tulostoma tuberculatum* White
E : *Geastrum velutinum* Morgan
F : *Battarraea Gaudichaudii* Mont. (Cl. Lab. Géol. Mus.).

Source : MNHN, Paris

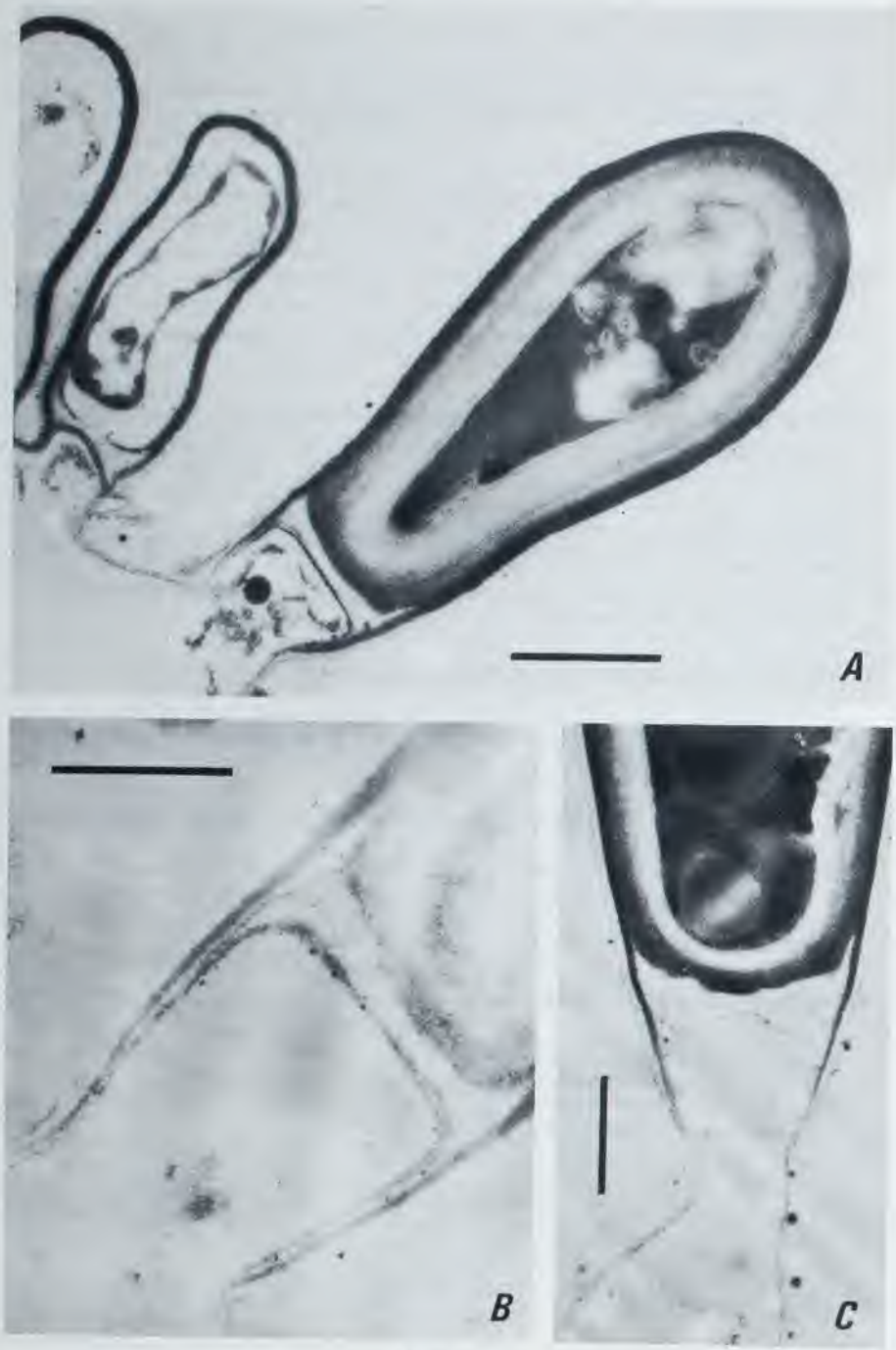
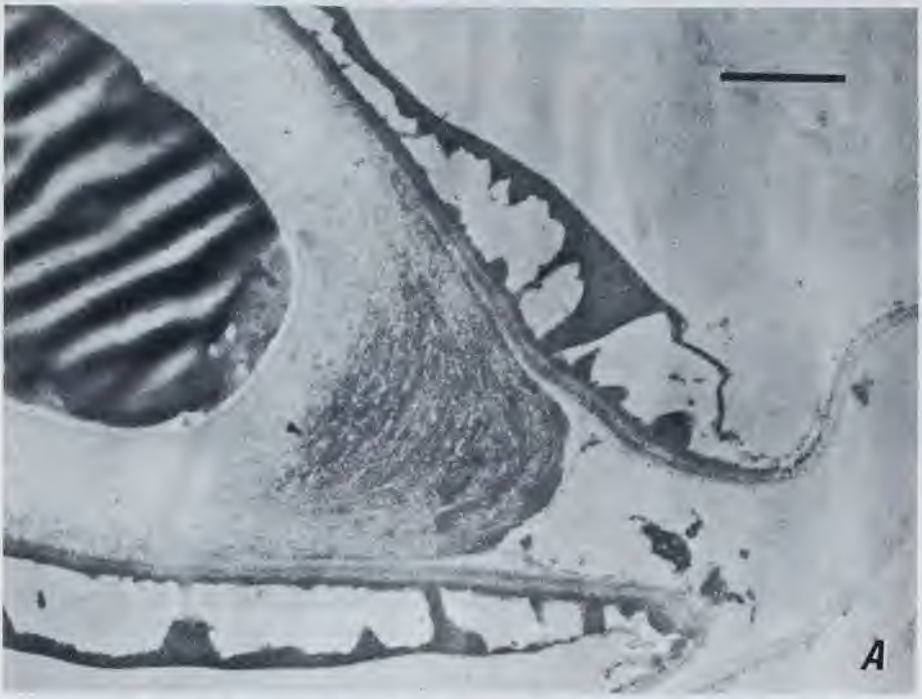


Planche I

Source : MNHN, Paris



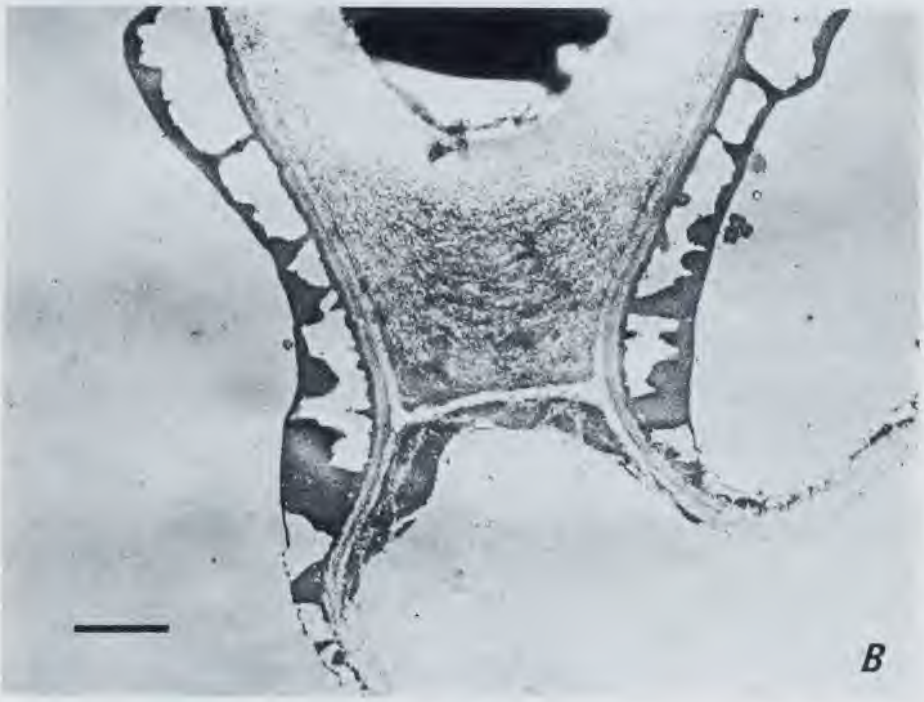


Planche II

Source : MNHN, Paris

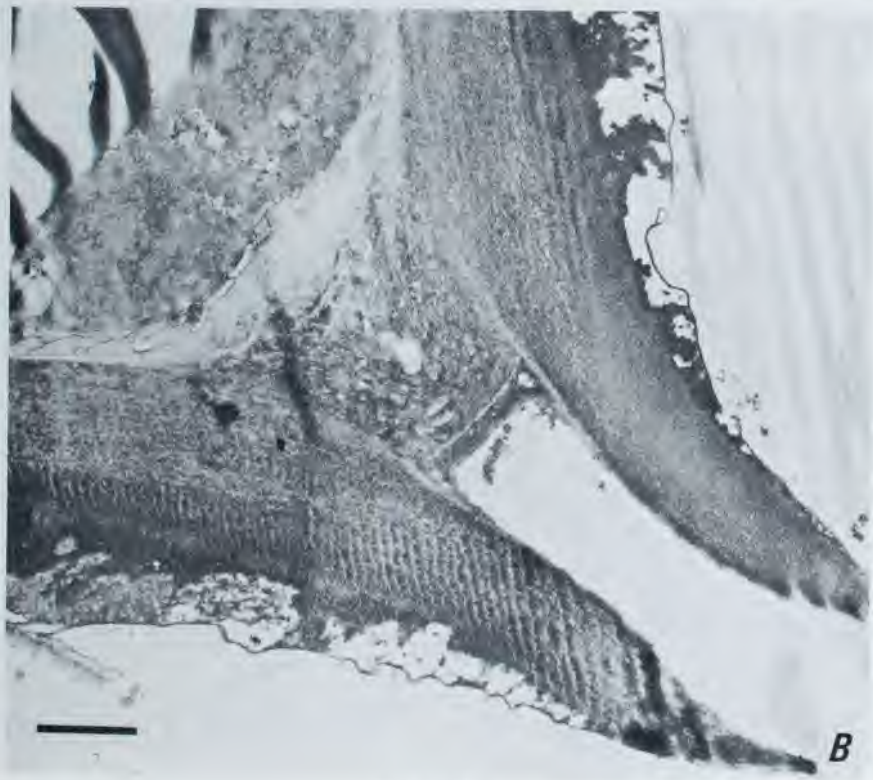


Planche III

Source : MNHN, Paris

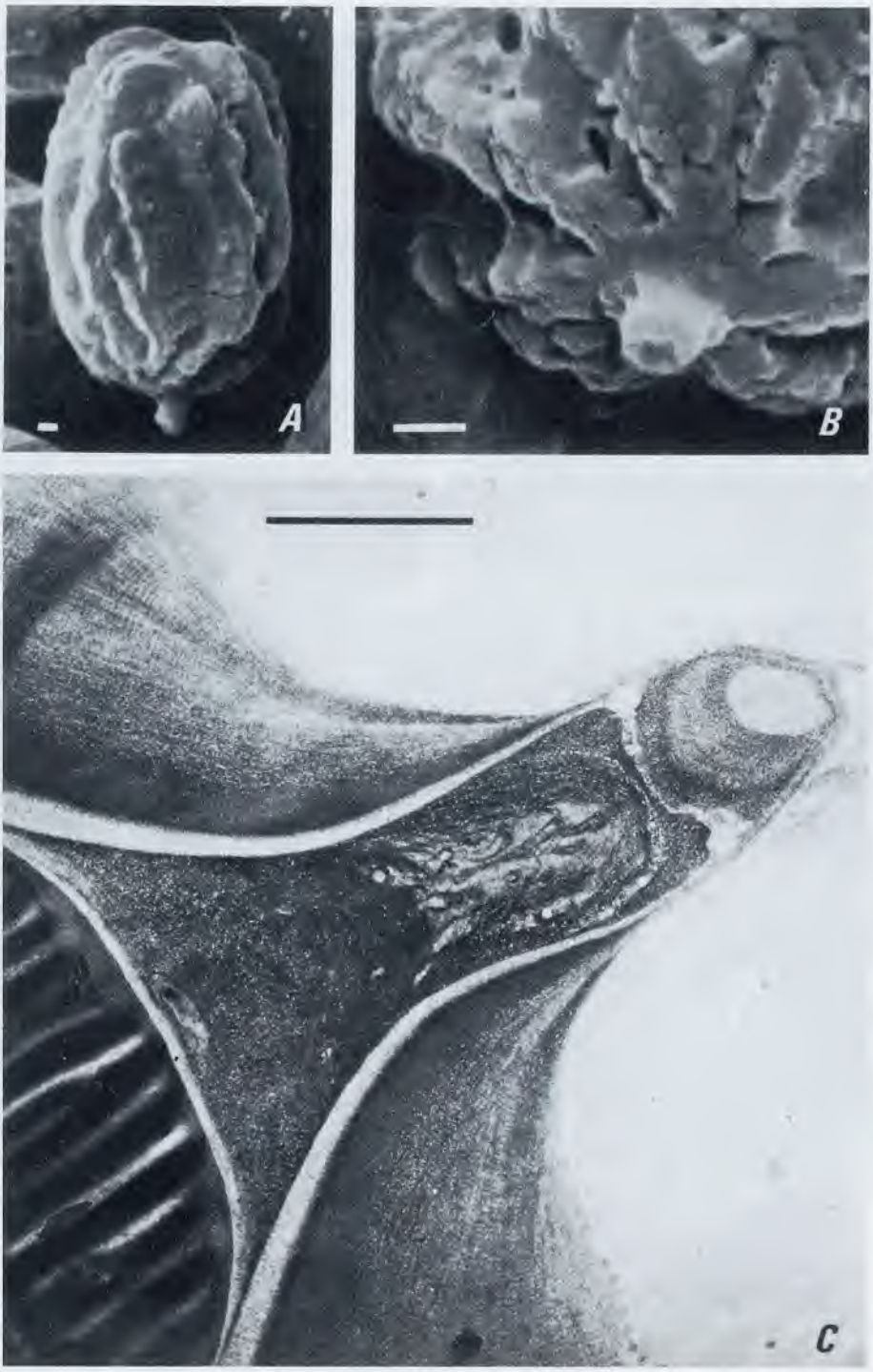


Planche IV

Source : MNHN, Paris

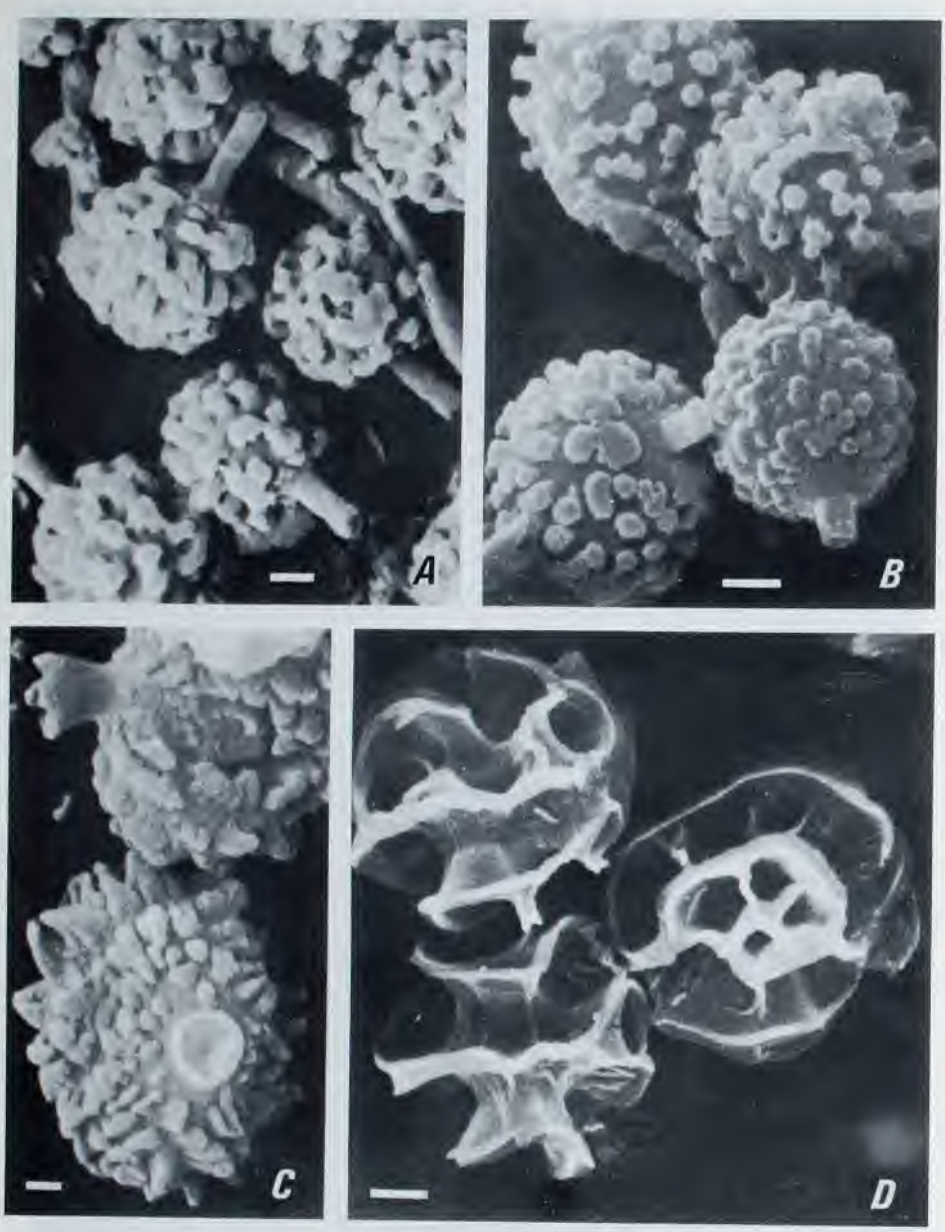


Planche V

Source : MNHN, Paris

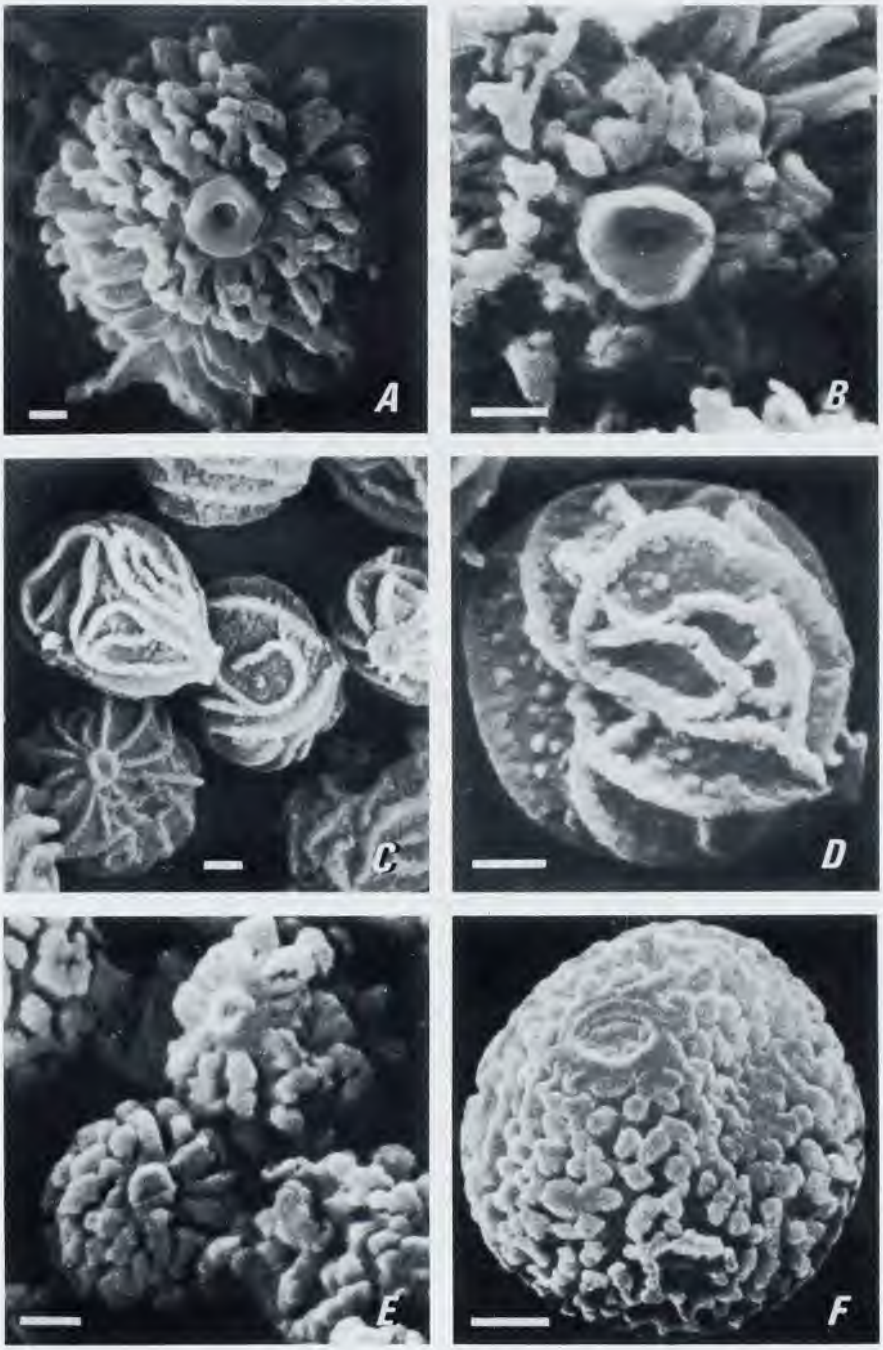


Planche VI

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

LA SYSTÉMATIQUE DES CHAMPIGNONS IMPARFAITS : PROBLEMES ET PERSPECTIVES

par J. NICOT*

«Vous avez là, mon bon ami, une petite espèce bien chétive, bien insignifiante, bien misérable, bien tout ce qu'il vous plaira. Cependant, la Nature s'est donnée la peine de la produire; pourquoi nous, dans notre superbe dédain, la croirions-nous indigne de notre attention ?»

(Lettre de ROBERGE à DESMAZIERES, 1848).

La petite chose insignifiante - un *Sphaeropsis* - sur laquelle, au siècle dernier, se penchaient nos deux mycologues, répond encore aujourd'hui à la dénomination officielle de «champignon imparfait». *Fungi Imperfecti* ou Deutéromycètes, ce sont maintenant 15 000 espèces et plus que l'on range sous cette rubrique ambiguë, mal délimitée, ignorée comme telle de plus d'un spécialiste des champignons dits «supérieurs». On désigne ainsi, en effet, toutes les formes fongiques qui ne possèdent pas - ou qui ne présentent pas dans les conditions de l'observation - de mécanismes de reproduction sexuée. Elles se multiplient et sont dispersées au moyen de propagules, les conidies, issues directement du mycélium végétatif; spores mitotiques, qu'on oppose aux spores méiotiques des stades sexués. On en exclut à priori, pour les étudier avec les groupes auxquels ils sont apparentés, les champignons inférieurs à cycle incomplet, les formes imparfaites de Siphomycètes : stades pseudo-conidiens des Oomycètes évolués (*Peronospora*) et sporocystes des Mucorales, comme les formes *Uredo* des Urédinales microcycliques. Par contre, on leur adjoint parfois les thalles cellulaires bourgeonnants caractéristiques des Levures anascosporées (Blastomycètes).

Presque toujours microscopiques, de nature élémentaire, les *Fungi Imperfecti* offrent cependant une étonnante diversité d'organisation : depuis les formes les plus simples comme le *Geotrichum candidum*, qui détache des fragments de ses hyphes aériennes, ou l'*Aureobasidium pullulans* qui émet des bourgeons latéraux, jusqu'aux conceptacles fructifères massifs des Sphaeropsidales, en passant

* Laboratoire de Cryptogamie du M.N.H.N., 12 rue de Buffon, 75005 Paris. – L. A. nº 257 (C.N.R.S.).

Source : MNHN, Paris

par tous les types d'appareils conidiens plus ou moins différenciés.

Les formes fongiques imparfaites, si remarquables par leurs particularités morphologiques, ont-elles pour autant une signification ontologique ? Certainement pas au sens moderne de l'espèce, fondée sur la notion d'isolement sexuel. «Les espèces sont des groupes de populations naturelles à l'intérieur desquels les individus sont réellement (ou potentiellement) capables de se croiser» (MAYR). Inaptes à la conjugaison sexuelle, ces organismes, par définition, n'ont pas d'identité spécifique.

FORMES IMPARFAITES ET CHAMPIGNONS SUPÉRIEURS

C'est le cas en effet pour un nombre croissant de formes conidiennes dont on sait qu'elles ne sont qu'un avatar dans le cycle d'Ascomycètes, ou plus rarement de Basidiomycètes connus. Ainsi, dès 1854, De BARY figurait l'*Aspergillus glaucus* en continuité mycélienne avec les conceptacles ascosporés d'un *Eurotium*. Mais ce sont les frères TULASNE, dans le *Selecta Fungorum Carpologia* (1861-1865), avec ses remarquables icones, qui accréditent la notion de polymorphisme des champignons, et situent exactement les stades mitotiques par rapport aux formes sexuées : *Trichoderma* avec les *Hypocrea*, *Fusarium* ou *Verticillium* avec les *Nectria*, *Dendryphion* et d'autres types dématiés avec les Sphaeriales. Depuis, des corrélations de plus en plus nombreuses ont été établies avec toutes les classes d'Ascomycètes et avec plusieurs centaines d'espèces de Basidiomycètes; les cultures de Laboratoire, qui d'une ascospore en germination engendrent un stade conidien caractéristique, confirment et élargissent les observations faites sur le terrain.

D'autres formes imparfaites ne sont que des haplontes d'espèces hétérothalliques, qui n'ont pas rencontré leur partenaire, telle la moisissure orangée du pain, forme *Monilia* du *Neurospora sitophila*. Peut-être, dans la nature, en sont-ils irrémédiablement séparés dans l'espace ou dans le temps; mais en confrontant, en milieu artificiel, des thalles de multiples origines, on peut réussir les «mariages» qui révèlent le stade parfait du champignon. C'est ainsi qu'on a depuis peu (*ca* 1960) reconnu la véritable identité des dermatophytes *Microsporum* et *Trichophyton*, pathogènes de l'homme ou des animaux, qu'on doit maintenant rapporter à des Gymnoascacées hétérothalliques (g. *Nannizzia* et *Arthroderma*), proches parentes d'espèces saprophytes du sol.

Ces faits d'observation confirmés par l'expérience ont pu laisser espérer que le groupe marginal des *Fungi Imperfecti* était voué à la disparition, par la découverte progressive des stades parfaits encore ignorés; il était alors inutile, sinon fâcheux, d'accorder une existence légale à cette notion taxinomique temporaire. En fait, il est vraisemblable qu'une fois établies toutes les corrélations possibles, il restera un reliquat appréciable de formes conidiennes sans ascendance connue, soit qu'elles aient, au cours de l'évolution, perdu toute aptitude à la reproduction sexuée, soit même qu'elles ne l'aient jamais exprimée.

Source : MNHN, Paris

Lors même qu'elles sont établies, les relations des *Fungi Imperfecti* aux champignons supérieurs posent plus de problèmes qu'elles n'en peuvent encore résoudre. Si certains modes de conidiation sont spécifiquement réservés à un petit nombre d'ordres d'Ascomycètes, d'autres - la phialide par exemple - sont représentés dans presque tous les groupes ascosporés, et reconnus depuis peu chez les Basidiomycètes. La multiplicité des formes conidiennes recensées chez un même genre d'Ascomycète - tels *Ceratocystis* ou *Mycosphaerella* - fait également question. Par contre, des espèces différentes d'un même genre ascosporé peuvent produire des stades imparfaits pratiquement indiscernables; on est conduit à décrire ainsi des «espèces collectives», telles *Trichoderma viride* associé à plusieurs espèces d'*Hypocrea*, ou *Trichophyton terrestre* (*Arthroderma*) et *Microsporum gypseum* (*Nannizzia*) parmi les dermatophytes. Enfin, il est remarquable que des fructifications imparfaites analogues s'observent chez des champignons supérieurs qui ne sont nullement apparentés : il suffit ainsi de comparer les *Oedocephalum*, associés à des Pezizales, à la forme conidienne des Aphyllophorales du genre *Vararia*.

Il faut bien admettre que les pressions évolutives ont plus de prise sur les formes végétatives, essentiellement plastiques et vouées à la dispersion, et qu'elles ont pu s'exercer indépendamment des stades sexués, plus structurés et plus stables. Si bien qu'un système de classification phylogénétique des *Fungi Imperfecti*, s'il est concevable, ne serait guère superposable à celui qui régit les champignons supérieurs.

LES BASES DE LA CLASSIFICATION DES FUNGI IMPERFECTI

Pour ces raisons fondamentales, autant que par commodité, il est indispensable de reconnaître l'identité des champignons imparfaits et de les distribuer dans un système de classification pratique et rationnel. C'est ce qu'admettent les systématiciens modernes, en leur attribuant arbitrairement le même rang taxinomique qu'aux groupes les mieux constitués de champignons inférieurs et supérieurs, à la suite des Ascomycètes et des Basidiomycètes. La dénomination de Deutéromycètes traduit toutefois le caractère contingent de ces entités «secondaires»; de même, les termes qui désignent les taxa sont plus correctement assortis de l'épithète «forme» : forme générique, forme spécifique (form-genus ou form-species en langue anglaise) satisfont mieux l'esprit que les notions de genre et d'espèce appliquées à des organismes qui échappent à leur définition rigoureuse.

Si la hiérarchie des taxa varie encore avec les auteurs (selon qu'ils considèrent les champignons comme un embranchement du règne végétal ou comme un règne autonome), les grandes coupures sont établies et demeurent inchangées depuis les volumes III (1884) et IV (1886) du Sylloge de SACCARDO. Comme pour le découpage des Ascomycètes, elles tiennent compte essentiellement de la présence (ou de l'absence) et de la forme des organes de fructification : les Sphaeropsidées produisent des conceptacles creux ou pycnides; elles correspondent physionomiquement aux Pyrénomycètes; chez les Mélanconiées, qui évo-

Source : MNHN, Paris

LES SYSTEMES DE CLASSIFICATION DES CHAMPIGNONS IMPARFAITS

	sous-embranchement	classes	ordres	familles
SACCARDO (Sylloge)		Sphaeropsideae Melanconieae Hyphomycètes		Mucedineae Dematieae Tubercularieae Stilbelleae
AINSWORTH & BISBY (Dictionary of Fungi)	Deuteromycotina	Blastomycètes Hyphomycètes Coelomycètes	Cryptococcales Sporobolomycétales Agonomycétales Hyphomycétales Stilbellales Tubercularialeс Sphaeropsidales Mélanconiales	Mucedinaceae Dematiaceae
von ARX (Pilzkunde)		Deutéromycètes	Moniliales Mélanconiales Sphaeropsidales	Dematiaceae Mucedinaceae Tubercularialaceae Stilbellaceae

Source : MNHN, Paris

quent les Discomycètes, les conidies sont portées par une courte lame stromatique, l'acervule, recouvert au début de son développement par les tissus de l'hôte. Ces deux familles (élevées à présent au rang d'ordres, et regroupées sous la commune dénomination de Coelomycètes) sont opposées aux Hyphomycètes, qui sporulent librement à la surface du substrat. Chez ces derniers, le degré d'organisation des filaments conidifères permet encore de distinguer, à côté des Mucédinées (de teinte claire) et des Dématiées (mélanisées), dont les conidiophores sont libres et épars sur le thalle, les Stilbellées, où ils se groupent en faisceaux dressés, corémies ou synnemas, et les Tubercularíées, où ils sont soudés à la base en coussinets pseudo-stromatiques, les tubercules ou sporodochies. Au rang d'ordres ou de familles, avec les suffixes correspondants, on reconnaît ces mêmes groupes systématiques dans les schémas de classification actuels, celui du Dictionary of Fungi d'AINSWORTH et BISBY (1971) ou celui de von ARX (Pilzkunde, 1967)

Pour délimiter les taxa d'ordre inférieur, jusqu'au genre, SACCARDO propose un système dichotomique fondé en premier lieu sur les caractères de pigmentation, de forme et de septation des spores, puis sur d'autres critères morphologiques comme le mode de ramification des conidiophores, l'arrangement des spores sur les conidiophores : solitaires, en amas, ou en chaînes, etc...

Le procès du système descriptif de SACCARDO n'est plus à faire; on peut même dire qu'il est superflu au regard du systématicien, car son propos n'est nullement d'établir une classification rationnelle des champignons imparfaits; il est seulement de fournir une clé de détermination basée sur des caractères simples, d'observation aisée, en l'occurence ceux de la spore, assez nombreux et diversifiés pour permettre un découpage commode du groupe. A ce titre, et malgré d'incontestables défauts, des lacunes de plus en plus sensibles, son utilité est certaine, il est resté longtemps le seul document exhaustif, et l'outil le plus commode pour identifier méthodiquement une espèce.

LES SYSTEMES ONTOGÉNIQUES

Selon un article du *Scientific American* rapporté par KENDRICK, l'attitude du biologiste en face de tout phénomène du monde vivant doit s'exprimer par trois questions : Comment cela fonctionne-t-il ? Quel est son rôle dans l'organisme ? D'où cela provient-il ?

C'est en biologiste qu'au début de ce siècle P. VUILLEMIN aborde la systématique mycologique, et plus particulièrement celle des Hyphomycètes. Pour lui, le mode de formation des spores rend mieux compte de l'identité d'une espèce que les caractéristiques des spores elles-mêmes; il pourrait servir de base à une classification plus logique, plus «naturelle» que celle de SACCARDO. Dans une série de notes publiées entre 1910 et 1912, VUILLEMIN définit deux types principaux de spores : les thallospores, provenant de la transformation d'éléments préexistants du mycélium végétatif; les conidiospores ou conidies vraies, qui sont des éléments néoformés, distincts de l'appareil végétatif dès leur

Source : MNHN, Paris

première apparition. Ces deux types principaux présentent eux-mêmes diverses modalités dont la plus remarquable, la plus élaborée, est la phialide, définie comme l'élément terminal d'une hyphe ou d'un rameau, plus ou moins renflé à la base, étiré au sommet en un col plus ou moins net; à l'extrémité de la phialide ou à l'intérieur du col, les conidies sont produites en ordre successif, et se séparent de la cellule-mère aussitôt formées; toujours à paroi mince, elles peuvent rester groupées en tête au voisinage du col de la phialide, ou bien former des chaînes, toujours simples en raison de leur développement basipète.

Dans cette conception ontogénique, et non plus seulement descriptive, de la systématique, VUILLEMIN apparaît bien en avance sur son temps. C'est seulement vers 1930 que ses publications sont mises en lumière par un mycologue anglais, E. MASON. Esprit curieux, original, parfois paradoxal, MASON engage l'étude des champignons imparfaits dans de multiples voies. Il préconise le retour aux sources, en s'efforçant de délimiter avec précision les «vieilles» espèces par référence au matériel authentique, que les herbiers de Kew lui fournissent en abondance; il observe et définit les stades conidiens en relation avec les espèces d'Ascomycètes auxquelles ils sont associés dans la nature; il s'efforce de préciser, sur ce matériel, la signification de certains des termes employés par VUILLEMIN, en particulier celui de phialide, et il en propose quelques autres; il introduit enfin une notion d'ordre biologique parmi les critères de classification des moisissures. Considérant que les spores sont avant tout, pour ces champignons imparfaits, un moyen de propagation, il accorde une importance primordiale aux mécanismes qui assurent leur dispersion. A ce point de vue, la plupart des espèces peuvent être rapportées à deux types : celles qui produisent des spores à paroi sèche, et qui sont aisément dispersées par le vent : ce sont les xerospores, les espèces à spores gluantes ou myxospores, transportées par l'eau, par les insectes et plus généralement par contact; elles sont qualifiées de gloiospores.

Cette notion, non plus que les catégories sporales proposées par VUILLEMIN, n'a pas été exploitée dans un schéma général de classification, mais elle est adoptée par G. SMITH dans un ouvrage classique : Introduction to Industrial Mycology; appliquée à un nombre restreint de genres de moisissures d'intérêt industriel, la clé proposée par G. SMITH semble plus simple et plus rationnelle que la classification de SACCARDO; mais elle fait apparaître des termes de passage difficiles à classer, qui limitent son efficacité. Il n'est cependant pas exclu que, à la lumière des études fines de parois sporales actuellement poursuivies en microscopie électronique, la signification et la fiabilité du caractère proposé n'apparaissent plus clairement (SUBRAMANIAN, 1972). La tentative de MASON et des auteurs anglais est surtout intéressante en ce qu'elle essaie d'établir une corrélation entre les caractères morphologiques et des particularités biologiques du champignon, et par là elle se rapproche plus que tout autre schéma de ce qui pourrait être une classification naturelle de ces organismes.

Dans le même esprit, la voie ouverte par VUILLEMIN devait connaître de plus amples développements; grâce à l'essor donné par HUGUES (1953), la pensée du mycologue nancéen anime depuis un quart de siècle les recherches des systématiciens et, par delà, conduit à une analyse fondamentale des mécanismes

Source : MNHN, Paris

de la conidiogenèse. A la suite de VUILLEMIN, HUGUES reconnaît qu'il existe seulement un petit nombre de procédés par lesquels des conidies peuvent se développer à partir d'autres cellules; ces différents types de sporogenèse définissent des groupements naturels, qui rassemblent des formes imparfaites morphologiquement comparables. La classification proposée est donc basée sur des critères dynamiques, et plus particulièrement sur la structure et le mode de développement des conidiophores et des conidies; elles est illustrée de nombreux exemples, choisis principalement parmi des champignons saprophytes lignicoles. HUGUES y admet plusieurs des catégories définies par VUILLEMIN: arthrospore, blastospore, aleurie, phialide, et il en introduit de nouvelles, telle la porospore, il associe à l'analyse de la différenciation des conidies celle du mode d'accroissement des conidiophores; il délimite avec plus de précision le concept de phialide et en distingue l'annellophore (annélide), deux types remarquables de cellules conidiogènes que les spécialistes n'ont pas fini d'analyser.

La publication fondamentale de HUGUES a en effet suscité dans le monde entier l'intérêt des chercheurs engagés dans l'étude des Hyphomycètes. MEYER dans l'ex-Congo Belge (1959), TUBAKI au Japon, SUBRAMANIAN en Inde, pour ne citer que les premiers, vont aussitôt mettre à l'épreuve le système de HUGUES; ils tentent d'introduire dans les huit sections proposées les exemples fournis par la microflore des sols, les moisissures des feuilles et des tiges pourrissantes, les champignons coprophiles, fungicoles ou aquatiques, etc. Ces travaux ont donc porté sur des moisissures très variées, obtenues pour la plupart en cultures pures, où il est plus aisé de suivre leur développement et d'analyser leur conidiogenèse. L'hypothèse de HUGUES s'y trouve confirmée : le mode de développement des conidies apparaît comme un caractère particulièrement stable, fixé pour chaque espèce et souvent pour chaque genre, et donc le critère le plus sûr et le plus naturel pour la classification des formes imparfaites.

A vrai dire, les auteurs n'ont pas toujours réussi à situer les organismes étudiés dans le schéma de HUGUES, auquel des modifications ont été plusieurs fois apportées. Lorsqu'on s'efforce, comme le font TUBAKI et SUBRAMANIAN, de normaliser la présentation des types de conidies, conformément aux exigences de la nomenclature, des divergences d'interprétation apparaissent.

TUBAKI (1963) introduit les catégories taxinomiques suivantes : **Blastosporae** (genre-type : *Cladosporium*); **Radulasporae** (g. t. *Beauveria*); **Aleuriosporae** (g. t. *Scopulariopsis*); **Phialosporae** (g. t. *Catenularia*); **Porosporae** (g. t. *Helminthosporium*), **Arthrosporae** (g. t. *Geotrichum*). On remarquera que le genre *Scopulariopsis*, par lequel HUGUES illustrait la notion d'annélide, est ici désigné comme type des **Aleuriosporae**, ce qui sépare nettement l'annélide de la phialide. SUBRAMANIAN (1965), pour sa part, propose de conserver les dénominations anciennes de familles caractéristiques, et les redéfinit en fonction de type ontogénique des spores. La clé, dans sa graphie originale, souligne l'ambiguité des coupures et la difficulté de définir, entre autres, la phialide :

Source : MNHN, Paris

- Hypha/cell bearing spore(s)		
simple budding	Blastospore	Torulaceae Corda em. Subram.
budding through pore	Porospore	Helminthosporiaceae Cda em. Subram.
budded? through open end of phialide (except Ist spore), endo-/exogenous	Phialospore	Tuberculariaceae Ehrenb. em. Subram.
- Hypha/cell transformed into spore(s)		
swollen tip of hypha transformed into spore(s)	Gangliospore	Bactridiaceae Cda em. Subram.
spores formed by fragmentation of hyphae	Arthrospore	Geotrichaceae Gif.

L'ÉTAPE DE KANANASKIS

En conclusion à l'article cité, SUBRAMANIAN remarquait que les différences entre les conceptions de divers spécialistes des Hyphomycètes n'étaient pas d'une ampleur telle qu'elles excluent tout compromis, et appelait à une discussion concertée qui permettrait d'adopter un système de classification commun.

A l'initiative de KENDRICK, une première conférence internationale sur la taxinomie des champignons imparfaits réunit au Canada, en 1969, le petit nombre des mycologue engagés dans cette recherche. La publication des actes du colloque de Kananaskis, exposés et débats, (KENDRICK, 1971) marque un progrès notable dans la connaissance des *Fungi Imperfecti* et des mécanismes de leur reproduction. L'examen critique des notions introduites antérieurement conduit en effet les participants à une analyse méthodique des processus de la conidiogenèse, qui permet de mieux circonscrire les différents types. Comme l'avait déjà exposé VUILLEMIN, deux procédés fondamentaux assurent l'individualisation de propagules à partir d'un thalle végétatif : la segmentation d'un filament préexistant (conidies thalliques ou arthrospores), ou le bourgeonnement (conidies blastiques); mais les limites de ces deux catégories se trouvent profondément modifiées. Les termes : thallique, blastique, qui définissent l'origine de l'ébauche conidienne, doivent être modulés pout tenir compte de l'origine de la paroi de la conidie, dans ses relations avec celle de la cellule conidiogène. Par ailleurs, dans les cas les plus fréquents où les conidies ne sont pas isolées, mais produites en groupes ou en succession dans une même zone fertile, il apparaît indispensable de considérer l'activité propre et l'évolution de la cellule conidiogène : si elle s'accroît et comment elle s'accroît; si la production des conidies est simultanée ou successive. La microphotographie séquentielle («time-lapse») introduite par COLE et KENDRICK (1968) permet de saisir «sur le vif» les processus en jeu, et illustre de façon suggestive leurs diverses modalités. On précisera enfin la localisation du ou des point(s) «méristématique(s)» (ou plus correctement : locus

Source : MNHN, Paris

conidiogène). Ainsi la disposition relative des conidies : en chaînes acropètes ou basipètes, en têtes, en grappes, etc., prend toute sa signification et sa valeur taxinomique.

Au terme des travaux de Kananaskis, la complexité des mécanismes de la conidiogenèse se manifeste avec évidence; bien des formes fongiques sont encore trop mal connues ou trop mal comprises pour qu'on puisse les situer exactement dans le schéma proposé. La perspective d'un système de classification exhaustif, normalisé, du «Sylloge» de notre siècle, apparaît encore lointaine. Mais on dispose maintenant, pour la description des appareils conidiens, d'une méthode d'approche codifiée et d'une terminologie précise, qui permettent de mieux comparer et délimiter les espèces.

LES TECHNIQUES MODERNES D'OBSERVATION

«Kananaskis» marque aussi les limites des méthodes classiques d'observation microscopique au regard des critères évoqués. Ainsi, parmi les formes conidiennes à développement blastique, une coupure fondamentale est introduite par le degré de liaison des parois de la conidie et de la cellule-mère. Dans le mode holoblastique, commun à de multiples types de conidiogenèse (*Sepedonium, Botrytis, Beauveria*, etc...), toute la paroi de l'élément conidiogène participe à la formation du bourgeon conidien; dans le mode entéroblastique trétique, qui délimite des porospores au sens de HUGUES (*Alternaria, Torula, Helminthosporium*, et de nombreuses dématiées), le bourgeon conidien est une extension des couches profondes de la paroi de la cellule conidiogène, qui émerge à travers un canal étroit (pore) induit dans la paroi externe; enfin dans le mode entéroblastique phialidique (*Phialophora, Penicillium*...) la paroi de la conidie serait entièrement néoformée, sans participation des couches pariétales de la phialide. La reconnaissance de ces différents groupes implique une analyse de la structure des parois qui, dans bien des cas, est à la limite d'une bonne observation microscopique; elle appelle des techniques plus fines et plus précises que seule l'électronique peut fournir. Le développement considérable de l'analyse ultrastructurale, en microscopie électronique à transmission ou à balayage, ou par les techniques de cryodécapage, marque l'évolution actuelle des recherches sur la conidiogenèse chez les *Fungi Imperfecti*.

La microscopie en balayage fournit des informations complémentaires, non seulement sur la nature de l'ornementation des parois, mais plus particulièrement sur les dispositifs d'insertion et de sécession des conidies; les données qu'elle apporte sont d'ordre purement morphologique, mais elles concernent une fonction biologique essentielle des propagules conidiens, à savoir leur dispersion. D'application relativement aisée, de lecture facile pour un mycologue averti, cette technique est appelée à se généraliser comme le prolongement normal de l'observation au microscope optique.

Les travaux en microscopie électronique à transmission ont pris depuis une dizaine d'années un essor remarquable, orienté, sinon déterminé, par les hypo-

Source : MNHN, Paris

thèses formulées à Kananaskis. Des phénomènes complexes, d'ordre cytologique et caryologique, qu'implique la naissance d'une conidie à partir d'un filament ou d'un segment de filament générateur plus ou moins différencié, les observateurs ont surtout retenu ceux qui concernent les structures pariétales : différenciation des parois, formation et clivage des cloisons assurant l'individualisation et la libération des propagules. L'application des techniques de cryodécapage aux surfaces cellulaires s'inscrit dans la même optique, et concourt à l'analyse des phénomènes pariétaux.

Quel que soit le matériel examiné, la microscopie électronique apporte, sur la genèse des conidies, des informations du plus grand intérêt. Des erreurs d'interprétation ont été corrigées, qui remettent en cause la position systématique de certains organismes; ainsi, pour ne citer qu'un exemple, l'étude de *Stemphylium botryosum* a révélé le mode de développement holoblastique de ses conidies : ce n'est pas un porosporé, comme les *Alternaria* auxquels les apparente leur forme ascosporée.

Un nombre important de travaux ont été consacrés à la phialide qui, de tous les types d'éléments conidiogènes apparaît le mieux délimité et le plus spécifique dans son mode de fonctionnement. Dans une publication récente, ROQUEBERT (1976) résume les dernières acquisitions concernant la genèse des phialospores, qu'elles soient émises en masses, en chaînes labiles ou persistantes, ou alignées dans le col étiré de la phialide. Les observations originales de l'auteur sur la structure du col de la phialide chez *Aspergillus tamarii* (ROQUEBERT, 1977), s'ajoutant aux résultats antérieurs, remettent en cause la définition même du mode de développement phialidique : l'ébauche conidienne n'est jamais nue, mais le bourgeon cytoplasmique entraîne la couche la plus profonde de la paroi fondamentale dédoublée; en outre, les conidies ne sont pas individualisées par simple étirement comme on avait pu le supposer, mais par la formation d'une cloison transversale typique entre la cellule conidiogène et la phialospore. En dernière analyse, les modalités de la phialoconidiogenèse reproduisent, en deux stades successifs, un phénomène propre au développement végétatif de tout champignon : germination puis cloisonnement du filament germinatif. L'originalité de la phialide réside dans la localisation précise de la zone active : la délamination de la paroi, son extension et la formation des septa se font toujours au même point, proche du sommet de la phialide; le fonctionnement de l'annélide est comparable mais ici clivage de la couche profonde de la paroi et cloisonnement sont dissociés, à des niveaux différents.

Ainsi, comme le souligne ROQUEBERT «...la phialide pourrait être assimilée à un élément reproducteur qui, par une germination caractéristique, donne naissance à un filament mycélien cloisonné. Seul, le remaniement pariétal secondaire des compartiments de l'hyphe détermine le caractère proprement conidien de cette formation.» Ce comportement n'exprime-t-il pas le fait que l'appareil conidien des Champignons Imparfaits ne diffère pas fondamentalement du thalle végétatif dont il est directement issu ? A l'échelle ultrastructurale, on atteint les mécanismes spécifiques de l'activité du mycélium fongique; leur unité essentielle se reconnaît sous la multiplicité de leurs combinaisons.

Source : MNHN, Paris

L'activité du champignon, traduite au niveau des parois et des cloisons, s'exerce en fait au sein du cytoplasme. Sur les phénomènes cytologiques qui induisent la formation de conidies, on ne dispose que d'informations fragmentaires; la plupart concernent la présence et l'évolution de vésicules, de circonvolutions du plasmalemme à l'apex et au voisinage des cloisons, liées sans doute à une activité enzymatique intense dans les zones d'élongation et de synthèse de nouveaux constituants. Les travaux de COLE semblent s'orienter actuellement vers l'analyse de la cytodifférenciation au cours du développement des conidies. On peut en attendre un progrès dans la connaissance des mécanismes de l'activité cellulaire, et la satisfaction de mieux comprendre «comment cela fonctionne»; mais il est probable que les observations cytoplasmiques, à cette échelle, souligneront des similitudes plutôt que les différences entre les diverses modalités de la conidiogenèse.

Curieusement, le noyau n'apparaît pas dans ces investigations cytologiques. C'est qu'en fait il reste localisé quelque peu en retrait de la zone d'activité cytoplasmique. Pourtant, dès les premières réflexions sur l'ontogénie des conidies, on s'est interrogé sur le comportement du noyau et sa transmission à l'élément néoformé. TUBAKI (1958, 1963) retrouve sur ce point la coupure classique entre arthrosporés et conidiosporés. Chez les premiers, la division simultanée des noyaux est suivie d'un cloisonnement du thalle et de la différenciation simultanée des éléments reproducteurs; dans tous les autres types de conidiogenèse, le développement des conidies est marqué par des divisions successives du noyau; la différence essentielle réside dans le mode acropète ou basipète de la production des conidies. Dans le mode acropète (blastospores), les conidies sont produites successivement en direction de l'apex; le point de croissance migre dans la conidie-fille, la division du noyau prenant place toujours dans le dernier élément formé. Dans le mode basipète (oidies, phialospores), la zone d'accroissement reste localisée à l'apex de l'élément conidiogène; à la suite d'une mitose, un des noyaux-fils passe dans la conidie, l'autre reste dans le conidiophore où il recommence à se diviser. Ce schéma est en grande partie spéculatif, car les informations concrètes sur le comportement des noyaux au cours de la conidiogenèse étaient et demeurent rares. L'étude caryologique se heurte, chez les champignons, à des difficultés techniques qui ne sont pas entièrement surmontées; l'interprétation des figures publiées n'est pas toujours aisée. On en retiendra toutefois le mécanisme spécifique des phialides typiques, uninucléées, telles celles du *Penicillium claviforme* étudié par ZACHARIAH et METITIRI (in KENDRICK, 1971) : un noyau unique, situé au centre ou vers la base de la phialide, subit des divisions itératives produisant une succession de noyaux-fils, qui migrent dans les bourgeons conidiens au fur et à mesure de leur élaboration; entre chaque mitose, le noyau se reconstitue à son emplacement d'origine. Les divisions répétées d'un même noyau, le synchronisme des mitoses et de la production d'ébauches conidiennes, constituent des traits originaux qui devraient permettre de distinguer la phialide «idéale» des types voisins de cellules conidiogènes, et en particulier de l'annélide qu'on sait plurinucléée, au moins chez *Scopulariopsis brevicaulis* (KENDRICK et CHANG, in KENDRICK, 1971).

Les informations sur le comportement nucléaire au cours de la conidioge-

Source : MNHN, Paris

nèse sont encore trop limitées et trop dispersées pour qu'on puisse efficacement les intégrer dans un schéma général, en les rapportant aux types morphologiques correspondants. Il semble cependant qu'on puisse en attendre des précisions utiles, non seulement sur la délimitation des groupes, mais plus fondamentalement sur leur phylogénie.

LES CRITERES BIOCHIMIQUES

Les schémas actuels de classification des Champignons Imparfaits définissent chaque groupe par les mécanismes de la formation de leurs éléments reproducteurs, considérée comme une fonction essentielle; en fait, ils ne caractérisent pas fondamentalement les espèces. Un système naturel devrait tenir compte de l'ensemble des caractères morphologiques et biologiques du thalle végétatif et de l'appareil reproducteur. C'est ce que l'on reconnaît implicitement lorsqu'on mentionne, dans une diagnose, le substrat habituel ou l'hôte d'une espèce, sa localisation géographique ou, pour les cultures, la vitesse de croissance et la température optimale de développement. On définit aussi des groupes écologiques : espèces osmophiles ou thermophiles, cellulolytiques, kératinophiles, etc... Ces notations d'ordre écologique ou physiologique concourent efficacement à l'identification des espèces. Récemment, PITT (1973) en a proposé l'application systématique à la classification des *Penicillium*; aux caractères morphologiques sont adjoints des critères physiologiques : températures cardinales et aptitude à l'osmophilie, déterminées expérimentalement.

Les travaux actuels s'orientent plutôt vers la recherche de critères biochimiques significatifs. La production de métabolites secondaires, si riche et si variée dans le monde des champignons, est trop inconstante pour être utilisée systématiquement. C'est le cas des pigments qui, dans l'état actuel de nos connaissances, sont d'un emploi limité en taxinomie. Les réactions colorées, appliquées à l'identification des champignons supérieurs ou de certains micromycètes en culture, ne sont qu'un procédé sans bases chimiques précises; mais l'isolement et l'identification de pigments ou d'autres métabolites caractéristiques peut aider à la détermination d'une espèce, ou même justifier une classification; les techniques les plus élaborées de la chimie : chromatographie en phase gazeuse, spectrométrie de masse trouvent ici leur application, pour séparer et caractériser les composants d'un produit biologique complexe.

Des techniques analogues permettent d'appréhender, non seulement les produits secondaires de l'activité des mycéliums fongiques, mais leurs constituants mêmes, qui apparaissent plus significatifs. Certains auteurs accordent ainsi une valeur taxinomique aux différences qualitatives dans la composition des parois (glucosamine et polysaccharides). Depuis une dizaine d'années, un certain nombre de travaux ont été consacrés à la caractérisation de l'équipement enzymatique et à la comparaison des zymogrammes dans des groupes d'espèces ou de souches; les estérases, phosphatases, peptidases, peroxidases présentes dans les extraits de culture sont identifiées par électrophorèse et leur activité est testée sur gels d'amidon; le degré d'homologie des systèmes enzymatiques révèle le

Source : MNHN, Paris

degré de parenté des organismes. En mycologie médicale, le critère retenu est celui de la conformité des réactions antigéniques, appréciée par les méthodes classiques de la sérologie. Toutes ces réactions qui mettent en évidence des polypeptides, génétiquement contrôlés, ont une valeur taxinomique certaine, à l'échelle infragénérique.

Avec les acides nucléiques, on atteint le support même de l'information génétique. La mesure du pourcentage de guanine + cytosine dans les bases totales de l'ADN permet ainsi de caractériser le génotype d'un taxon. L'intérêt de ce critère a été largement démontré en taxinomie bactérienne. Chez les Champignons, de telles données appliquées d'abord à l'étude des Levures sont maintenant acquises pour un certain nombre d'espèces ou de souches réparties dans tous les groupes d'Eumycètes, et de plus amples développements peuvent être envisagés. Cette technique a toutefois ses limites : c'est que la teneur en bases nucléiques n'est qu'une mesure globale, qui ne renseigne pas sur leur disposition séquentielle le long de la molécule d'ADN; si bien que des organismes de composition en bases similaires ne sont pas nécessairement apparentés. La détermination du pourcentage de guanine-cytosine est une méthode discriminatoire, qui permet seulement de distinguer des taxa ou des groupes de taxa sans affinités proches dans un ensemble dont l'homogénéité n'est qu'apparente.

Une synthèse exemplaire des diverses méthodes d'identification est actuellement tentée par De BERTOLDI et ses collaborateurs, à propos du genre *Humicola*. Devant la difficulté de classer selon les critères morphologiques et culturaux habituels plusieurs souches d'*Humicola* isolées du sol, et leurs variants morphologiques spontanés, ces chercheurs ont envisagé tous les aspects génétiques, cytologiques, biochimiques, susceptibles de mieux cerner l'identité de ces organismes. Une monographie du genre, qui tient compte de tous ces facteurs, est annoncée, mais déjà la combinaison des données morphologiques et biochimiques aboutit à la création d'un nombre considérable d'espèces nouvelles (De BERTOLDI, 1976). Toutefois l'auteur convient (communication au 2ème Congrès international de Mycologie) que si les différences d'ordre biochimique qui se manifestent dans un ensemble morphologiquement homogène peuvent être considérées comme spécifiques, il est, dans la pratique, difficile d'imposer ces «espèces biochimiques», et plus judicieux de grouper les souches autour des espèces morphologiquement définies. Il faudrait admettre, en quelque sorte, une classification «d'usage» à côté de la systématique des spécialistes.

LA TAXINOMIE NUMÉRIQUE

L'élaboration d'une terminologie précise et universellement admise, la normalisation des diagnoses, la collecte de données d'ordre physiologique ou biochimique quantifiables, préparent la voie au traitement mathématique des informations concernant les champignons. L'esprit du mycologue systématicien est d'ailleurs préparé à ce mode d'appréhension : les clés dichotomiques qu'il établit ou qu'il utilise couramment pour l'identification des espèces ne parlent-elles pas le langage de l'ordinateur ? L'expérience pratique de ces clés laisse pressentir la

Source : MNHN, Paris

difficulté d'appliquer la taxinomie numérique à de larges ensembles, là où précisément elle serait le plus utile. Les limites sont surtout dans la collecte des données; dans l'état actuel de la mycologie, l'ordinateur ne peut traiter que des problèmes limités, dans des groupes pour lesquels on dispose d'informations homogènes et suffisamment nombreuses. L'établissement des programmes exige une connaissance précise des éléments du problème; la personnalité du spécialiste intervient nécessairement à plusieurs niveaux : sélection des caractères, choix de la méthode analytique, pondération des attributs. Si bien que, en fait, ce mode de connaissance est moins objectif qu'on ne pourrait s'y attendre.

La récente révision des *Rhinocladiella* et des genres affines publiée par De HOOG (in De HOOG et HERMANIDES-NIJHOF, 1977) illustre les avantages et les limites des méthodes de classification numérique appliquées à un groupe d'organismes de structure peu différenciée. Le traitement des informations d'ordre morphologique y est clairement conditionné par la nécessité d'établir, sur la base des relations révélées par l'analyse, une clé de détermination de type classique. L'auteur reconnaît qu'une autre sélection des attributs aurait pu conduire à une classification différente, tout aussi valable, et que les taxa retenus ne sont pas forcément des coupures naturelles.

On retrouve par ce biais le problème fondamental posé aux taxinomistes par les Deutéromycètes. Qu'est-ce qu'une espèce, qu'est-ce qu'un genre de *Fungi Imperfecti* ? Comment reconnaître la hiérarchie des caractères dans ces groupes d'«organismes» qui ne sont pas génétiquement délimités ? Autrement dit, l'établissement d'un système de classification naturelle des formes imparfaites - qui reflèterait une phylogénie - est-elle seulement concevable ? Cette question demeure ouverte à la spéculation, plus qu'elle ne relève des méthodes scientifiques d'investigation.

Il reste que ce groupe de champignons privés de reproduction sexuelle existe, qu'il est indispensable de les classer pour les identifier commodément. L'étude des formes imparfaites semble actuellement engagée dans une voie analytique, qui réserve de grandes satisfactions sur le plan de la connaissance fondamentale, mais qui laisse dans l'ombre le problème pratique de la taxinomie. Bien au contraire, les monographies publiées actuellement font apparaître une tendance à la multiplication des taxa, à l'effritement des catégories précédemment admises, qui défie tout esprit de système. Il est peut-être encore prématuré d'envisager une vaste synthèse de toutes les acquisitions antérieures et récentes, qui poserait les bases d'une classification harmonieuse de ces objets intrigants que la nature a semé sous les pas du mycologue, sans lui en fournir la clé.

Monsieur le Professeur CHADEFAUD aura reconnu en exergue une «petite phrase» qu'il a lui-même relevée en consultant de vieux herbiers. Nous le remercions ici de nous avoir si souvent fait partager l'attention passionnée qu'il porte au monde végétal, sans mépriser, tout imparfaits qu'ils soient, nos «insignifiants petits champignons».

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

De BERTOLDI M., 1976 – New species of *Humicola*; an approach to genetic and biochemical classification. *Can. J. Bot.* 54 : 2755-2768.

COLE G. T. et KENDRICK W. B., 1968 – A thin culture chamber for time-lapse photomicrography of fungi at high magnifications. *Mycologia* 60 : 340-344.

De HOOG G. S. et HERMANIDES-NIJHOF E. J., 1977 – The black yeasts and allied Hyphomycetes. *Studies in Mycology* 15, 222 p.

HUGUES S.J., 1953 – Conidia, Conidiophores and classification. *Can. J. Bot.* 31 : 577-659.

KENDRICK B., 1971 – Taxonomy of Fungi Imperfecti. U. Toronto Press : 1-309.

MEYER J., 1959 – Moisissures du sol et des litières de la région de Yangambi (Congo Belge). Publ. INEAC, sér. scient. n° 75 : 1-211.

PITT J. I., 1973 – An appraisal of identification methods for *Penicilium* species : novel taxonomic criteria based on temperature and water relations. *Mycologia* 65 : 1135-1157.

ROQUEBERT M. F., 1976 – Données récentes sur l'ontogénie des phialospores. *Rev. de Mycol.* 40 : 417-427.

ROQUEBERT M. F., 1977 – Structure et signification du col des phialides. *Rev. de Mycol.* 41 : 207-221.

SMITH G., 1946 – An Introduction to Industrial Mycology, 3ème éd., Ed. Arnold, London : 1-271.

SUBRAMANIAN C. V., 1965 – Spore types in the classification of the Hyphomycetes. *Mycopath. Mycol. Appl.* 26 : 373-384.

SUBRAMANIAN C. V., 1972 – Conidial chains, their nature and significance in the taxonomy of Hyphomycetes. *Curr. Sci.* 20 : 43-49.

TUBAKI K., 1958 – Studies on the Japanese Hyphomycetes. V. Leaf and stem group with a discussion on the classification of Hyphomycetes and their perfect stages. *J. Hattori Bot. Lab.* 20 : 142-244.

TUBAKI K., 1963 – Taxonomic study of Hyphomycetes. *Ann. Rpt. Inst. Ferm. Osaka* 1 : 25-54.

VUILLEMIN P., 1910 – Les conidiosporés. *Bull. Soc. Sci. Nancy* sér. III, II : 129-172.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

RÉPARTITION D'INONOTUS HISPIDUS (BULL. EX FR.) KARST. EN FRANCE ET DANS PLUSIEURS RÉGIONS FRONTALIERES AVOISINANTES

par S. PLANK* et F. WOLKINGER**

RÉSUMÉ. — Dans 4 cartes sont résumés les points de localisations d'*Inonotus hispidus* (Bull. ex Fr.) Karst. récoltés lors de plusieurs excursions effectuées entre 1975 et 1976 dans les régions de la France : Nord-Pas-de-Calais, Picardie, Paris et Région parisienne, Centre, Champagne, Ardennes, Alsace, Lorraine, Provence-Côte d'Azur, Languedoc-Roussillon, Midi, Pyrénées ainsi que les pays avoisinants frontaliers : Baden-Württemberg en Allemagne fédérale, les cantons suisses Bâle, Zurich et le Valais et les vallées d'Aoste et de Locana en Italie.

Dans les régions étudiées, *Inonotus hispidus* se rencontre fréquemment. La limite supérieure d'extension dans les Alpes et Pyrénées se situe entre 1000 et 1200 m d'altitude. Un exemplaire sur frêne fut relevé à 1850 m d'altitude dans les Alpes maritimes.

Comme arbres hôtes furent notés : divers *Acer*, *Fraxinus excelsior* L., *Juglans regia* L., *Malus domestica* Borkh., *Morus* spec., *Platanus* spec., *Sophora japonica* L. et *Ulmus minor* Mill.

SUMMARY. — By means of 4 charts the distribution of *Inonotus hispidus* (Bull. ex Fr.) Karst. in the french regions Nord-Pas-de-Calais, Picardie, Paris et Région parisienne, Centre, Champagne-Ardennes, Alsace, Lorraine, Provence-Côte d'Azur, Languedoc-Roussillon, Midi-Pyrénées, in the german-swiss border area on the Rhine, the Wallis and Aosta as Locana-valleys in Italy was described.

The fungus was found to be widely distributed. The uppermost limits in the Alpes and Pyrénées lie between 1000 and 1200 meters, however in the Alpes Maritimes the fungus was found at an altitude of 1850 meters on *Fraxinus excelsior*.

It was ascertained that *Acer* spec., *Fraxinus excelsior* L., *Juglans regia* L., *Malus domestica* Borkh., *Morus* spec., *Platanus* spec., *Sophora japonica* L., and *Ulmus minor* Mill. serve as host plants for *Inonotus hispidus*.

* Ludwig Boltzmann-Institut für Umweltwissenschaften und Naturschutz, Heinrichstrasse 5/III, A-8010 Graz, Autriche.
**Institut für Anatomie und Physiologie der Pflanzen, Universitaet Graz, Schubertstrasse 51, A-8010 Graz, Autriche.

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Une importante littérature relative à la taxonomie et à la systématique (MURRILL 1904; BOURDOT et GALZIN 1925; JAHN 1963; PEGLER 1964; DONK 1974) ainsi qu'à la biologie et pathologie (PRILLEUX 1893; BAXTER 1925; NUTMAN 1929; CAMPBELL 1931; SLEETH et BIDWELL 1937; TOOLE 1955) d'*Inonotus hispidus* (Bull. ex Fr.) Karst. = *Polyporus hispidus* Bull. ex Fr. = *Xanthochrous hispidus* (Bull. ex Fr.) Pat., le Polypore hispide, a déjà été publiée. Néanmoins il subsiste bien des lacunes sur l'exacte répartition de ce basidiomycète lignicole (*Hymenochaetaceae*).

Dans ses recherches sur la répartition des champignons en Europe, KREISEL (1973) cite une seule publication concernant la distribution du Polypore hispide dans l'Oural (STEPANOVA - KARTAVENKO 1967). Une carte de répartition pour le Burgenland, état oriental de l'Autriche, fut récemment publiée par PLANK (1976), des cartes pour la Styrie et pour toute l'Autriche sont en cours de préparation. Le Comité pour la cartographie des Macromycètes en Europe (LANGE 1974) n'a pas encore enregistré ce «polypore» sur la liste des champignons à cartographier.

Inonotus hispidus est considéré comme un champignon thermophile. En Europe, il est fréquemment rencontré dans les parties méridionales et centrales. En Scandinavie, il est absent à l'exception du Gotland et de l'Oeland, îles à influence climatique favorable (LUNDSTROEM 1971). En Amérique il n'atteint pas la frontière canadienne (JAHN 1973).

Dans l'étude présente, on s'est attaché à préciser la localisation d'*Inonotus hispidus* en France et dans les pays avoisinants frontaliers.

Les régions parcourues en France sont celles situées au N et NE de la Loire ainsi que certaines parties des régions méditerranéennes - les Alpes maritimes et la vallée de la Durance incluses - et les Pyrénées. Les régions avoisinantes frontalières englobent une partie de la vallée du Rhin entre Karlsruhe et Bâle, la région entre Bâle et Zürich, le Valais ainsi que les vallées d'Aoste et de Locana en Italie.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

En 1975 et 1976 plusieurs excursions eurent lieu dans différentes régions de France. Les coordonnées des lieux de récolte d'*Inonotus hispidus* furent reportées sur place sur les cartes Michelin autoroutières 1 : 200 000 et furent, pour la publication, transcrites sur la carte Michelin «France» 1 : 1 000 000. Les 4 cartes de distribution ainsi établies correspondent aux grandes régions choisies pour nos investigations :

Nord, Est (régions Nord - Pas-de-Calais, Picardie, Paris et Région parisienne, Centre, Champagne - Ardennes, Alsace, Lorraine y compris les régions frontalières de l'Allemagne fédérale et de la Suisse) : carte 1.

Région méditerranéenne (régions Provence - Côte d'Azur, Languedoc - Roussil-

Source : MNHN, Paris

lon) : carte 2.

Pyrénées (région Midi-Pyrénées) : carte 3.

Alpes (canton Valais en Suisse et les vallées d'Aoste et de Locana en Italie) : carte 4.

Les fructifications annuelles de *Inonotus hispidus* restent attachées à l'arbre de un à trois ans au maximum. Les cartes recensent donc les fructifications des périodes de végétation 1974-1976 (max. 1973).

CHOIX DE L'ARBRE HOTE ET RÉPARTITION

Les noms des arbres hôtes sont abrégés de la manière suivante :

(Ac)[1] : *Acer platanoides* L.
Ac : *Acer* sp.
Fr : *Fraxinus excelsior* L.
Ju : *Juglans regia* L.
Ma : *Malus domestica* Borkh.
Mo : *Morus* sp.
Pl. : *Platanus* sp.
So : *Sophora japonica* L.
Ul. : *Ulmus minor* Mill. (= *Ulmus carpinifolia* Suckow)

FRANCE :

Aisne : Crécy-sur-Serre (Ma) III.1976. – Fressancourt : N 44 (Ma) II.1976. – La Fère N. 44 (Ma) II.1976. – Montescourt-Lizerolles (Ma) IV.1976. – Ste Croix N. 44 x D 88 (Ma) III.1976. – Seboncourt (Fr.) III.1976. – Wassigny (Ma) I.1976.

Hautes-Alpes : Avançon (La Pleine) 800 m (Ju) VII.1976. – Chorges (Les Bernardes) 900 m (Ac)[1] VII.1976. – N. 94, 850 m (Pl) II.1976. – Les Crots 800 m (Ju) VII.1976. – Embrun 850 m (Fr) VII.1976. – St Crépin 1000 m (Ju) VII.1976. – St Martin-de-Queyrières N. 94, 1200 m (Ju) VII.1976.

Alpes-maritimes : Antibes Avenue Wilson (Pl) IV.1976. – Bousieyas 1850 m (Fr) VII.1976. – Cannes (Pl) IV.1976. – St Étienne-de-Tinée 1144 m (Ju) VII.1976. – Grasse (Mo) IV.1976. – Valbonne (Pl) IV.1976.

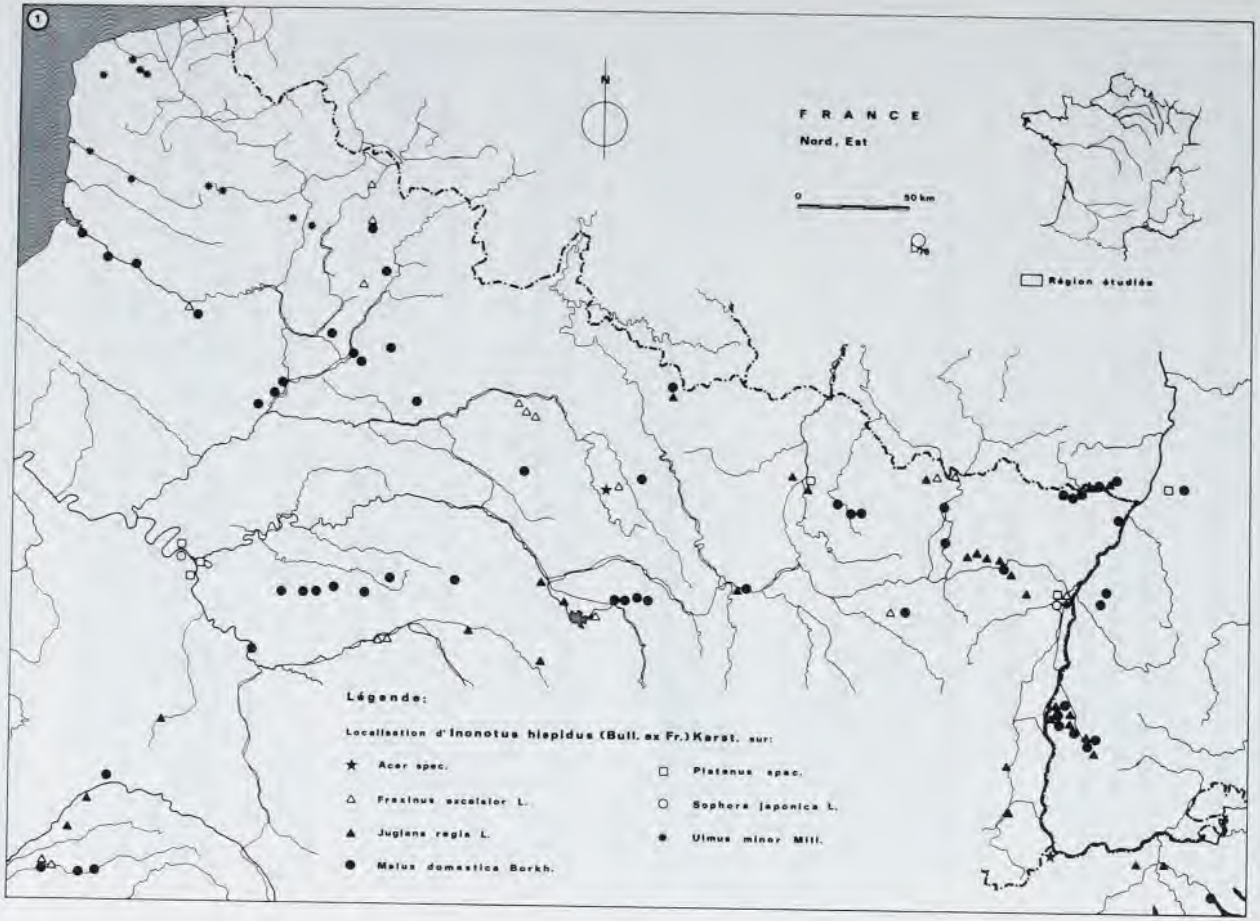
Alpes de Haute Provence : Castellane N. 85, 900 m (Fr) VII.1976. – N. 35, 710 m (Ma) VII.1976. – Jausiers 1250 m (Ma) VII.1976. – La Bâtie 1000 m (Ma) VII.1976. – Mirabeau (Mo) VII.1976. – Sisteron 500 m (Ma) VII.1976 N. 85 (Pl) VII.1976. – Les Bons Enfants (Mo) VII.1976.

Ardennes : Ménil-annelles (Fr) III.1976. – Pauvres (Fr) III.1976. – Rethel (Fr) III.1976.

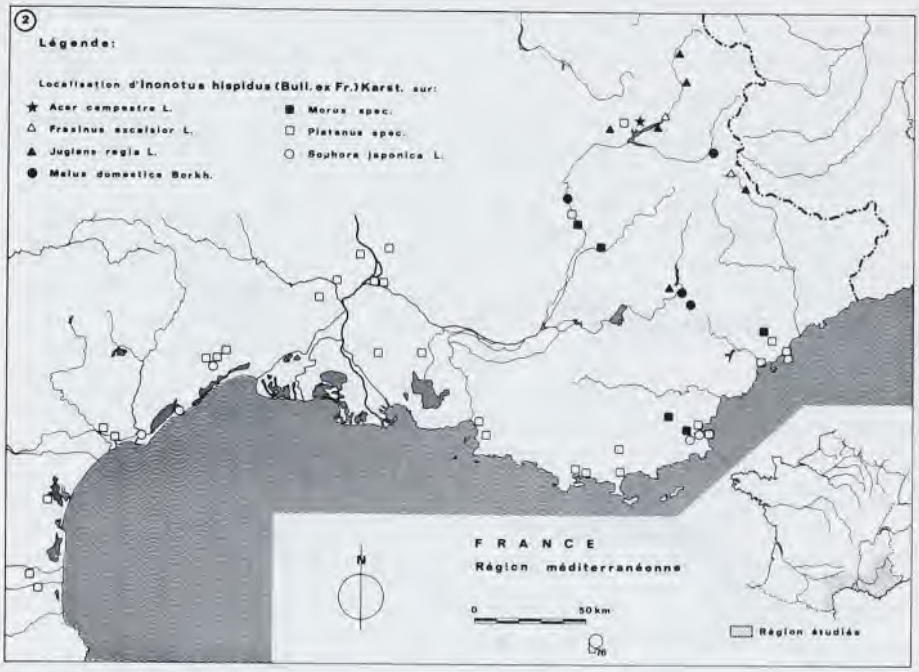
Ariège : Bélesta (Ma) VIII.1976. – La Bastide-de-Sérou (Pl) VIII.1976. – Nazel (Ma) VIII.1976.

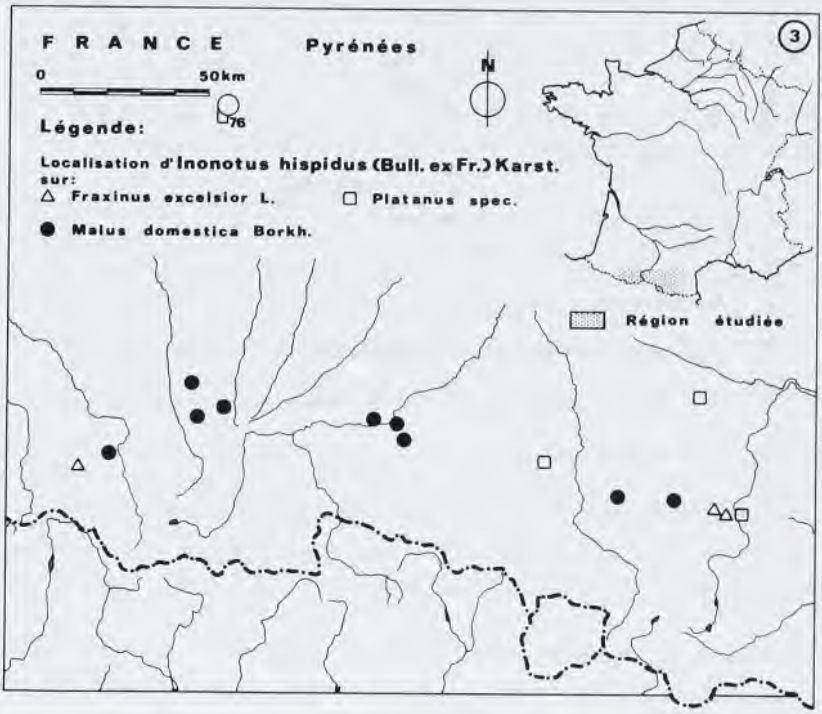
Aube : Brienne-le-Château (Ju) IX.1976. – Marnay-s-Seine (Fr) IX.1976. – No-

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris





Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

gent-s-Seine (Fr) IX.1976. – Villette-s-Aube (Ju) IX.1976.

Aude : Montréal (Pl) VIII.1976. – Portel (Pl) VIII.1976. – Quillan (Fr) VIII 1976.

Bouches-du-Rhône : Marseille - Place Castellane (Pl) IV.1976. – Le Cours St Louis (Pl) IV.1976. – St-Martin-de-Croc (Pl) IV.1976. – Salon de Provence (Pl) IV.1976.

Gard : Bézouce (N. 86) (Pl) IV.1976. – Rémoulins N. 100 (Pl) IV.1976. – St-Gervasy N. 86 (Pl) IV.1976. – Tavel (Pl) IV.1976.

Haute-Garonne : Beauchalot N. 117 (Am) VIII.1976. – His D. 117 (Ma) VIII 1976. – Montsaunes D. 69 (Ma) VIII.1976. – St-Gaudens N.117 (Ma) VIII.1976. – Salies-du-Salat (Ma) VIII.1976.

Hérault : Agde (So) VIII.1976. – Béziers (Pl) VIII.1976. – Les Crès N. 113 (Pl) IV.1976. – Montpellier (So, Pl) IV.1976. – Portiragnes (Pl) VII.1976. – Sète (So) VIII.1976. – Vendargues N. 113 (Pl) IV.1976.

Loir-et-Cher : Bauly D. 60 (Ma) IX.1976. – Bracieux (Fr) IX.1976. – (Ma) IX. 1976. – La Ferté (Ma) IX.1976. – Les Trois Chemins (Ju) IX.1976.

Loiret : Cléry (Ju) IX.1976. – Orléans (Ma) IX.1976. – Pithiviers (Ju) IX.1976.

Marne : Esternay (Ma) II.1976. – La Fère-Champenoise (Ma) II.1976. – Larzicourt (Ju) IX.1976. – St-Hilaire-le-Grand (Ma) III.1976. – Ste Menehould (Ac)[1] IX.1976. – Vitry-le-François (Ju) II.1976.

Haute-Marne : Eclaron (Fr) IX.1976. – St-Dizier (Ma) II.1976.

Meurthe et Moselle : Bénaménil (Fr) II.1976. – Foug (Ju, Ma) II.1976. – Herbéviller (Ma) II.1976.

Meuse : Ancerville (Ma) II.1976. – La Houpette (Ma) II.1976. – Iré-le-Sec (Ju) I.1976. – Les Islettes (Fr) IX.1976. – Montmédy (Ma) I.1976. – Stainville (Ma) II.1976. – Récicourt (Ma) III.1976.

Moselle : Diebling (Ju) I.1976. – Fénétrange (Ma) IX.1976. – Hérange (Ju) IV.1976. – Hundling (Fr) I.1976. – Lorry-les-Metz (Ju) I.1976. – Metz (Ju, Pl) V.1976. – Phalsbourg (Ju) III.1976. – Rémilly (Ma) IV.1976. – Sarralbe (Ma) III.1976. – Sarreguemines (Fr) I.1976. – Vatimont (Ma) IV.1976.

Nord : Solesmes (Ma) III.1976. – (Fr) III.1976. – Valenciennes (Fr) III.1976.

Oise : Chiri (Ma) II.1976. – Compiègne (Ma) IX.1976. – Ribécourt-Dreslicourt (Ma) II.1976.

Pas-de-Calais : Ardres (Ul) IV.1976. – Aubigny (Ul) IV.1976. – Aubin St Vaast (Ul) IV.1976. – Étampes (Ul) IV.1976. – Marquion (Ul) IV.1976. – Marquise (Ul) IV.1976. – Tinques (Ul) IV.1976. – Villers-les-Cagnicourt (Ul) IV.1976.

Hautes-Pyrénées : Argelès-Gazost (Ma) VIII.1976. – Arrens (Fr) VIII.1976. – Capvern-les-Bains (Ma) VIII.1976. – Cieutat (Ma) VIII.1976. – Mascaras (Ma) VIII.1976. – Péré (Ma) VIII.1976.

Pyrénées-orientales : Perpignan (Pl) VIII.1976. – Rivesaltes (Pl) VIII.1976.

Bas-Rhin : Climbach (Ma) I.1976. – Lembarch (Ma) I.1976. – Marlenheim (Ju)

Source : MNHN, Paris

III.1976. – Marmoutier (Ju) IV.1976. – Saverne (Ma) II.1976. – Seltz (Ma) XI. 1975. – Strasbourg (Fr, Pl) XI.1975. – Wissembourg (Ju) I.1976.

Haut-Rhin : Mulhouse (Ju) XI.1975. – Raedersheim (Ju) XI.1975.

Seine (Paris) : (Pl, So) II.1976.

Seine et Marne : Fortail (Ma) II.1976. – Montceau-les-Provins (Ma) II.1976. – Rozay-en-Brie (Ma) II.1976. – Vaudoy-en-Brie (Ma) II.1976.

Somme : Boves (Fr) IX.1976. – Long (Ma) IX.1976. – Mareuil (Ma) IX.1976. – St-Valéry sur Somme (Ma) IX.1976. – Thelles (Ma) IX.1976.

Val-de-Marne : Champigny (Pl) II.1976. – Thiais (Pl) IX.1976

Var : Beauvallon (Pl) IV.1976. – Grimaud D. 61 (Mo, So) VII.1976. – Hyères (Pl) IV.1976. – La Grande-Freinet D. 558 (Mo) VII.1976. – Pierrefeu-du-Var (Pl) IV.1976. – St-Tropez (Pl) VII.1976. – St-Tropez D. 98 (So) IV.1976. – Toulon (Pl) IV.1976.

Vaucluse : Avignon (Pl) IV.1976. – Courthézon N. 7 (Pl) IV.1976.

ALLEMAGNE FÉDÉRALE (Baden - Württemberg)

Appenweiher : (Ma) III.1976. – Bötzingen (Ju) II.1976. – Freiburg (Ju) II.1976. – Freiburg (Ju, Ma) II.1976. – Gottenheim (Ma) II.1976. – Grötzingen bei Karlsruhe III.1976. – Horben (Ju) II.1976. – Kapswejer (Ju, Ma) I.1976. – Karlsruhe (Pl) II.1976. – Kiechlinsbergen (Ma) II.1976. – Niederrotweil (Ju) II. 1976. – Oberbergen (Ma) II.1976. – Oberrotweil (Ma) II.1976. – Renchen (Ma) III.1976. – Riegel (Ma) II.1976. – Sasbach (Ju, Ma) II.1976. – Schaidt (Ma) I.1976. – Schweighofen (Ma) I.1976. – Silberbrunnen (Ju) II.1976. – Steinfeld (Ma) I.1976. – Umkirch (Ma) II.1976.

ITALIE (région du Piémont et Vallée d'Aoste)

Piémont (Vallée de Locana) : Bardonetto (Ma) VIII.1975. – Casetti (Ma) VIII. 1975. – Castellamonte (Ma) VIII.1975. – Fé (Fr, Ma) VIII.1975. – Ivrena (Ju) VIII.1975. – Salto (Ma) VIII.1975.

Vallée d'Aoste : Aoste (Ju, Ma) VIII.1975. – Buillet (Fr) VIII.1975. – Excenex (Ma) VIII.1975. – Gignod (Ma) VIII.1975. – Introd (Ma) VIII.1975. – Valpelline (Ma) VIII.1975. – Villeneuve (Ma) VIII.1975.

SUISSE (Cantons d'Argovie, Bâle, Valais, Zürich)

Argovie : Hornussen (Ju) XI.1975. – Turgli (Ju) XI.1975.

Bâle : Bâle (Ac)[1] XI.1975.

Valais : Bitsch (Ma) VIII.1975. – Brig 680 m (Ma) VIII.1975. – Lax 1000 m (Ma) VIII.1975. – Martigny 480 m (Ma) VIII.1975. – Naters bei Brig 700 m (Ma) VIII.1975. – Sion 510 m (Ma) VIII.1975.

Zürich : Au (Ma) XI.1975. – Wädensweil (Ma) XI.1975.

Source : MNHN, Paris

DISCUSSION

BOURDOT et GALZIN (1925) signalent en France comme arbres hôtes d'*Inonotus hispidus* : *Malus*, *Fraxinus*, *Juglans*, *Morus*, *Sorbus aria* et *Ulmus*. De plus ils différencient une «forma quercus» qui se rencontre sur le chêne et qui domine dans le sud de la France ainsi qu'une «forma salicum» sur marsaules. PRILLEUX (1893) remarque que le *Polyporus hispidus* se montre dans la vallée du Rhône et dans les Cévennes, il est aussi fréquent sur le mûrier qu'il l'est sur le pommier en Normandie et en Bretagne et il y cause les mêmes dommages.

Les arbres hôtes relevés lors de nos investigations en France sont résumés dans le chapitre précédent. D'autres hôtes furent cités par KREISEL (1961)(pour l'Europe) et TOOLE (1955) (pour l'Amérique).

L'érable fut relevé comme arbre hôte dans trois cas seulement. La présence accidentelle du Polypore hispide prouve une attaque assez faible de cet arbre. D'après les prospections entreprises à Graz (WOLKINGER 1973) et à Vienne (non publiée) il apparaît que ce sont tous les érables affaiblis dans des biotopes artificiels comme les parcs et allées qui sont touchés.

Le frêne, le noyer et le pommier comptent parmi les habitats préférés d'*Inonotus hispidus*.

Dans les régions à influence climatique favorable, en particulier dans les régions viticoles le long du fossé rhénan et dans la région méditerranéenne, il se rencontre presque de façon épidémique. Il cause de graves ravages dans les vergers sur les pommiers et les noyers.

Le frêne se montre l'arbre hôte fréquent à la limite de l'aire d'extension d'*Inonotus hispidus* en Europe, aussi bien limite géographique (NUTMAN 1929, LUNDSTROEM 1971) que climatique dans les Alpes et Pyrénées. Cette dernière se situe d'après nos observations dans les Alpes orientales entre 800 et 1000 m. A Bousiéyas sur la route montant au col de la Bonette, *Inonotus hispidus* est même signalé à 1850 m d'altitude sur *Fraxinus excelsior*. Dans les Pyrénées la localisation la plus élevée est 1000 m d'altitude à Arrens, col de l'Aubisque. Dans les régions nord de la France *Inonotus hispidus* marque surtout une préférence pour le frêne plutôt que pour le noyer (carte 1).

Comme l'a déjà relevé PRILLEUX (1893), le mûrier se montre un hôte fréquent de ce champignon dans les régions à influence méditerranéenne. De même dans les pays secs et chauds de l'Europe centrale, à influence continentale, on note régulièrement *Inonotus hispidus* sur le mûrier (PLANK 1976). A part le mûrier, le platane (en général il s'agit dans les régions méditerranéennes de *Platanus acerifolia* Willd.) et *Sophora japonica* sont principalement signalés comme arbres hôtes dans les parties sud de la France. On rencontre ces arbres d'alignements surtout dans les allées et les parcs où la majeure partie des vieux arbres montrent des fructifications de Polypore hispide. Même dans les villes du Nord de la France il est rare de ne pas rencontrer *Inonotus hispidus* sur *Platanus* et *Sophora*. Ainsi à Strasbourg comme à Paris où dans le Jardin des Plantes, allée

Source : MNHN, Paris

Buffon et allée Cuvier, de nombreux arbres sont infectés.

Dans le Nord de la France, en particulier dans les régions côtières à influence océanique, *Inonotus hispidus* s'attaque souvent à l'Orme (carte 1).

REMERCIEMENTS

Nous remercions Madame DIROL, C.T.B. – Paris, Monsieur et Madame LUCO, Bohain (Aisne), Madame D. PLANK pour la révision du texte français.

BIBLIOGRAPHIE

BAXTER D. V., 1925 – The biology and pathology of the some hardwood heart-rotting fungi. *Amer. J. Bot.* 12 : 522-576.

BOURDOT H. et GALZIN A, 1925 – Hyménomycètes de France - XVI. *Xanthochrous. Bull. Soc. Myc. Fr.* 41 : 194-207.

CAMPBELL W. G., 1931 – The chemistry of the white rots of wood. II. The effect on wood substance of *Armillaria mellea* (Vahl.) Fr., *Polyporus hispidus* (Bull.) Fr., and *Stereum hirsutum* Fr. *Biochem. J.* 25 : 2023-2027.

DONK M. A., 1974 – Check list of European polypores. *Verh. Koninkl. Nederl. Akad. Werensch. Afd. Natuurk. Tweede Reeks, Deel* 62 : 1-469.

JAHN H., 1973 – Mitteleuropäische Porlinge (Polyporaceae s. lato) und ihr Vorkommen in Westfalen. *Westfälische Pilzbr.* 4 : 1-143.

KREISEL H., 1961 – Die phytopathogenen Grosspilze Deutschlands. VEB Gustav Fischer, Jensa.

KREISEL H., 1973 – Bibliographie der Verbreitungskarten von Pilzen. III. Basidiomyceten, Nachträge bis 1972. *Feddes Rep.* 84 : 619-639.

LANGE L., 1974 – The distribution of Macromycetes in Europe. *Dansk. bot. Ark.* 30 : 1-105.

LUNDSTROEM H., 1971 – *Inonotus hispidus* ater funnen pa Oeland. *Friesia* 9 : 426-427.

MURRILL W. A., 1904 – The Polyporaceae of North America. IX. *Inonotus, Sesia* and monotypic genera. *Bull. Torrey Bot. CL.* 31 : 593-610.

NUTMAN F. J., 1929 – Studies of wood-destroying fungi. I. *Polyporus hispidus* (Fries). *Ann. appl. Biol.* 16 : 40-64.

PEGLER D. N., 1964 – A survey of the genus *Inonotus* (Polyporaceae). *Trans. Brit. mycol. Soc.* 47 : 175-195.

PLANK S., 1976 – Verbreitung des Samtporlings (*Inonotus hispidus*) im Burgenland. *Bgld. Heimatbl.* 38 : 97-111.

PRILLEUX E., 1893 – Sur le *Polyporus hispidus* (Bull.) Fr. *Bull. Soc. Myc. Fr.* 9 : 255-259.

SLEETH B. et BIDWELL C. B., 1937 – *Polyporus hispidus* and a cancer of oaks. *Suppl. J. For.* 35 : 778-785.

STEPANOVA - KARTAVENKO N. T., 1967 – Afolloforovye griby Urals. *Truda Inst. Ekol. Rast. Zivotn akad. Nauk SSSR, Uralski* Filial *vyp.* 50, Sverdlovsk.

Source : MNHN, Paris

TOOLE E. R., 1955 – *Polyporus hispidus* on southern bottomlands oaks. *Phytopathol.* 45 : 177-180.

WOLKINGER F., 1973 – Holzzerstörende Basidiomyceten auf *Aesculus hippocastanum* und *Sophora japonica* im Stadtgebiet von Graz. *Mitt. naturwiss. Ver. Steierm.* 103 : 205-220.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

UN NOUVEL AECIDIUM DE NOUVELLES HÉBRIDES

par Jo-min YEN*

Sur les feuilles de l'*Ervatamia orientalis* (Apocynacée), à Santo, Nouvelles Hébrides, leg H.S. McKee, n° 24359, 18 sept. 1971.

Spermogonies amphigènes, apparaissant dans la macule foliaire jaune, subépidermiques, globuleuses ou globuleuses-aplaties, invisibles à l'œil nu, mais laissant voir, à la loupe, des petits points brun-noir qui correspondent à leurs ostioles; elles mesurent 130-192 µm de large sur 110-135 µm de haut.

Écidies amphiphylles, en cupules régulières, profondément incluses dans les tissus de la feuille parasitée, généralement groupées en colonies irrégulières, mesurant de 240-336 µm de large sur 286-470 µm de haut. Péridium absent.

Écidiospores globuleuses, ovoïdes ou irrégulièrement ovoïdes, isolées, fortement échinulées, à paroi hyaline qui est très irrégulière et mesure tantôt 3-8 µm pour une seule spore, tantôt 5-11 µm pour une autre; elles ont des épines bien prononcées (1-3 µm de long), mais lisses à la partie basale (Fig. 2 et 3); souvent elles sont lisses sur le côté externe lorsqu'elles sont situées périphériquement dans le sore. Les écidiospores mesurent 25-39 µm de diamètre, ou 38-45 x 28-31 µm lorsqu'elles sont ovoïdes (Fig. 1).

Aucun *Aecidium* n'ayant encore été décrit, à notre connaissance, sur des plantes-hôtes appartenant au genre *Ervatamia*, nous considérons donc cette espèce comme nouvelle, avec la diagnose suivante :

Aecidium ervatamiae. Spermogoniis amphiphyllis, aggregatis, aureolis, in maculis flavidis, subepidermis, 130-192 µm latis, 110-135 µm altis. Aecidiis amphiphyllis, cupulatis, aggregatis, 240-336 µm latis, 286-470 µm altis. Cellulis peridii nullis. Aecidiosporis globosis, ovoideis vel irregulariter ovoideis, hyalinis, valide echinulatis, ad basim levis, 25-39 µm diam. vel 38-45 x 28-31 µm.

Habitat in foliis vivis Ervatamiae orientalidis, in Santo, Nouvelles Hébrides, ad H.S. McKee, n° 24359, 18 sept. 1971.

* Laboratoire de Cryptogamie du M. N. H. N., 12 rue de Buffon, 75005 Paris. – L.A. n°257 (C.N.R.S.).

Source : MNHN, Paris

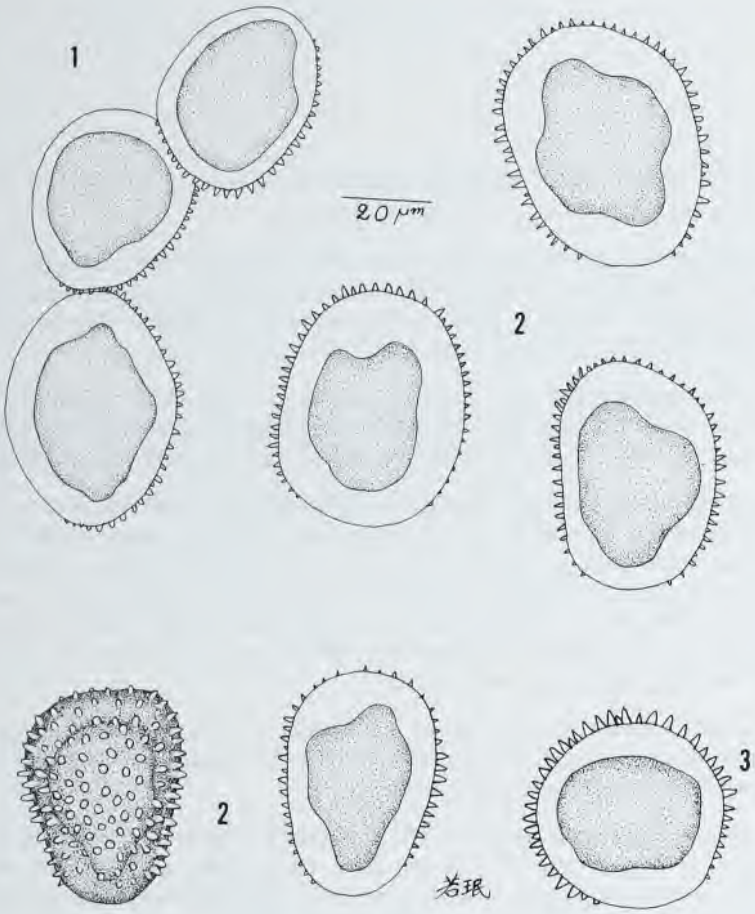


Fig. 1-3. — *Aecidium ervatamiae* Yen. — 1 : Écidiospores à côté lisse; — 2 : Écidiospores ovoïdes à base lisse; — 3 : Écidiospore globuleuse à base lisse.

Source : MNHN, Paris

UN NOUVEAU PUCCINIA DU LUXEMBOURG : P. ILICIS YEN ET ZAMBETTAKIS

par Jo-min YEN*, Ch. ZAMBETTAKIS* et F. WALIYAR*

Sur les feuilles de l'*Ilex aquifolium*, à Luxembourg, leg. Ch. Zambettakis, 22 sept. 1976.

Ce champignon ne présente que les stades II et III. Les macules sont polygonales, rouges ou rouge sombre, plus distinctes à la face supérieure du limbe, limitées par les petites nervures de la feuille, isolées, dispersées, mesurant 0,5-1,5 mm de diamètre, mais souvent confluentes.

Les sores à urédospores sont hypophylles, subépidermiques, de teinte vivement rouillée, isolés ou à peine groupés par 2-5 individus, arrondis, dispersés sur toute la surface inférieure du limbe, ils mesurent 250-775 µm de diamètre.

Les urédospores, se formant sur des pédicelles filamenteux, sont ovoïdes, à base nettement atténuée et tronquée, très finement échinulées, de teinte brun cannelle; elles possèdent une paroi uniformément épaisse (2-3 µm) et mesurent 25-36 x 18-19 µm; les pores germinatifs sont au nombre de 4, en position équatoriale (Fig. 7, 8 et 9).

Les téleutospores et les urédospores sont généralement produites dans les mêmes sores; les téleutospores sont ellipsoïdes, arrondies aux deux extrémités, avec une constriction au niveau de la cloison transversale; elles possèdent une paroi lâchement verruqueuse, brun rouillé, mesurant 3-4 µm; les pédicelles sont hyalins, robustes, généralement larges de 5 µm mais plus épais au sommet (7-8 µm), atteignant 82-170 µm de long. Les téleutospores ont deux pores germinatifs distincts, situés soit près de la cloison médiane, soit en position équatoriale dans chaque loge. Les téleutospores mesurent 24-33 x 21-24 µm (Fig. 1 et 2).

Les téleutospores de ce champignon peuvent germer immédiatement après la maturité (Fig. 3, 4 et 5).

Aucun *Puccinia* n'ayant été décrit, à notre connaissance, sur des plantes-hôtes appartenant au genre *Ilex*, nous considérons donc cette espèce comme

* Laboratoire de Cryptogamie, M.N.H.N., 12 rue de Buffon, 75005 Paris. – L.A. n° 257, (C.N.R.S.).

Source : MNHN, Paris

nouvelle, avec la diagnose suivante :

Puccinia ilicis. Maculis polygonalibus, obscure rubicundis, dispersis, nervis foliae limitatis, minutis, 0,5-1,5 mm diam., raro confluentibus. Spermogoniis et aeciis ignotis. Soris uredosporiferis hypophyllis, ferrugineo-brunneis, orbicularibus, solitariis, (raro confluentibus 2-5), dispersis, diu epiderme tectis, tandem dehiscentibus, pulverulentis, 250-775 µm diam.

Uredosporis pedicellatis, ellipsoideis, ad basim attenuatis et truncatis, cinnamomeo-brunneis, tenuiter echinulatis, 25-36 x 18-19 µm; episporio 2-3 µm crasso; poris germinationis 4 aequatorialibus praeditis. Soris teleutosporiferis et soris uredosporiferis mixtis. Teleutosporis bicellularibus, ellipsoideis, utrinque rotundatis, ferrugineo-brunneis, 24-33 x 21-24 µm, leniter verruculosis, medio constrictis, membrana 3-4 µm crassa; pedicellis persistentibus, hyalinis, 5-8 µm latis, 82-170 µm longis; poris germinationis 2 aequatorialibus praeditis. Teleutosporis germinantibus.

Habitat in foliis vivis Ilicis aquifolii, in Luxembourg, ad Ch. Zambettakis, 22 sept. 1976.

Source : MNHN, Paris

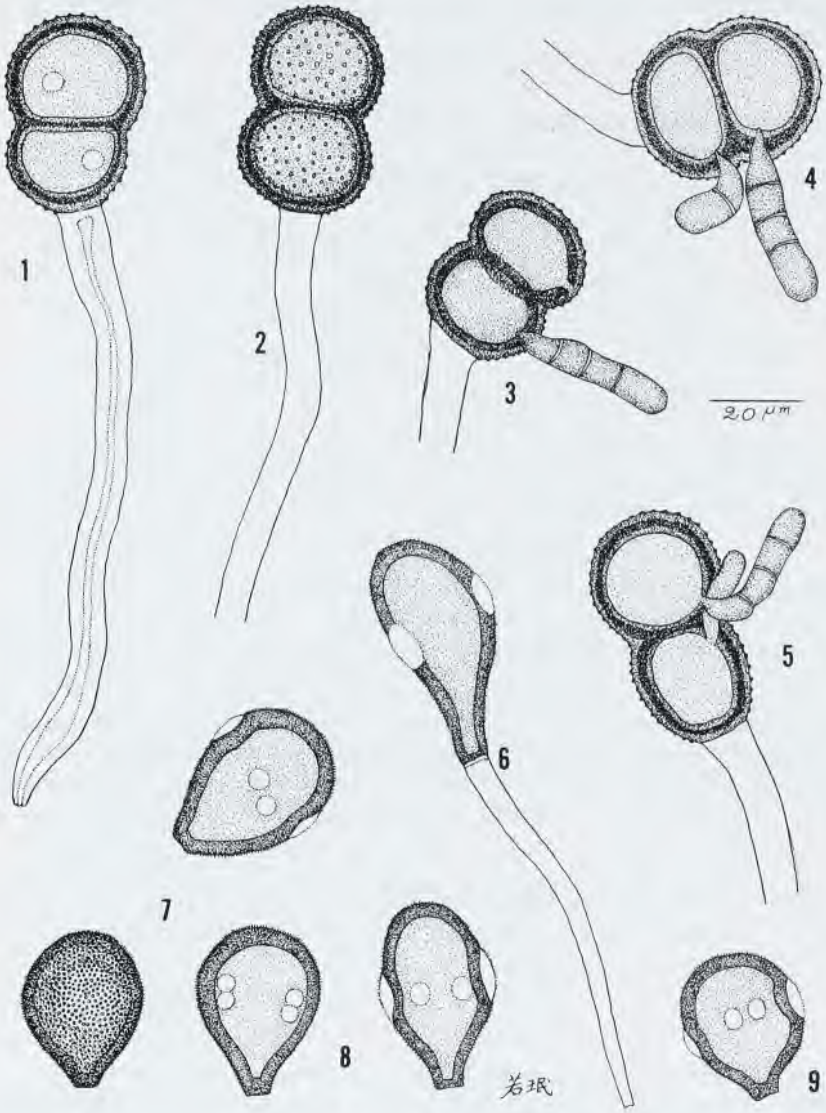


Fig. 1-9. – *Puccinia ilicis* Yen, Zamb. et Waliyar. 1 et 2: Téleutospores; 3, 4 et 5: Germination des téleutospores; 6: Jeune urédospore; 7, 8 et 9: Urédospores normales.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

SUR DEUX HYPHOMYCETES PRÉDATEURS DE NÉMATODES ISOLÉS DE PRAIRIE ET NOTES SUR LES GENRES CANDELABRELLA ET DUDDINGTONIA

par M. VIRAT*

Les études que nous menons sur les possibilités d'emploi des hyphomycètes prédateurs de nématodes comme agents de lutte contre les helminthes parasites des animaux domestiques nous ont conduit à rechercher la présence de ces champignons sur les prairies pâturées par les ruminants.

Nos premières investigations ont porté sur une pâture de la région de Limoges âgée de 7 années. Les modalités des prélèvements, la mise en culture du matériel prélevé et l'isolement des espèces fongiques font l'objet d'un autre travail (VIRAT et PELOILLE, en préparation).

Les deux espèces que nous présentons ici sont rares et rencontrées en France pour la première fois. Leur appartenance générique étant sujette à discussions, il nous a semblé intéressant de faire quelques remarques sur les genres concernés de façon à tenter de préciser la position systématique de ces espèces.

CANDELABRELLA JAVANICA Rifaï et Cooke dans : Trans. Br. mycol. Soc. (1966), 49, 160-162.

1. DESCRIPTION

Cette espèce a été isolée en mai 1975 à partir de feuilles de graminées en décomposition. Quatre semaines après l'ensemencement du matériel sur un milieu au maïs gélosé (cornmeal-agar DIFCO, en abrégé CMA), dilué de moitié,

* I.N.R.A., Centre de Recherches de Tours, Laboratoire de Parasitologie, Nouzilly 37380 Monnaie.

Source : MNHN, Paris

apparaissent les premiers pièges repérés par la présence de nématodes capturés. Ces appareils de piégeage se développent à intervalles irréguliers le long de filaments mycéliens rampant à la surface du substrat. Ils sont constitués (fig. 1) par des arceaux collants tridimentionnels tout à fait semblables à ceux qui ont été décrits pour *Arthrobotrys oligospora* Fres. ainsi que pour d'autres espèces d'hyphomycètes prédateurs.

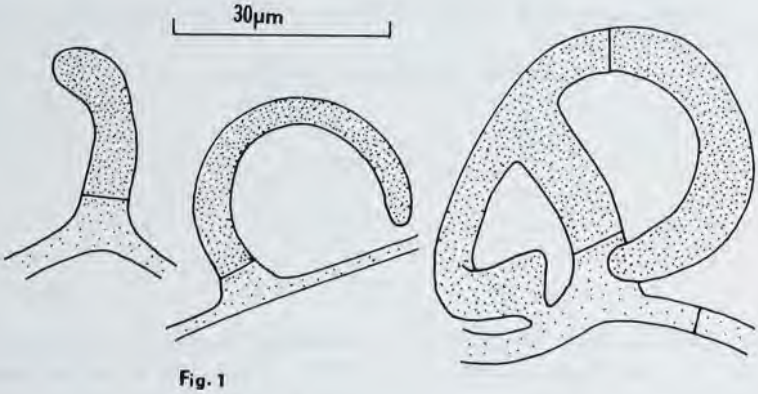


Fig. 1. – Différents stades de développement des arceaux collants de *Candelabrella javanica*.

Après quelques jours de capture, apparaissent des conidiophores dressés, non ramifiés, supportant à leur extrémité un capitule de 3 à 8 conidies formées au bout de courts rameaux, l'ensemble ayant l'aspect d'un candélabre (fig. 2, a, b). Les spores sont hyalines, étroitement obpiriformes, dans leur majorité bicellulaires, peu ou pas rétrécies au niveau du septum. La cellule distale est longue et arrondie au sommet; la proximale, plus courte, se rétrécit à la base et se termine par un apicule généralement peu marqué (fig. 2, c).

En culture pure sur CMA, les colonies sont peu denses, blanchâtres à rose très pâle, (comparables à celles de la plupart des autres espèces d'*Arthrobotrys*). Le mycélium n'offre pas de particularité remarquable. Les conidiophores sont légèrement plus courts et moins trapus que ceux observés dans les primo-cultures. Ils mesurent de 200 à 450 µm et peuvent porter jusqu'à trois capitules de conidies étagés les uns au-dessus des autres sur un rachis plus ou moins géniculé (fig. 3, a). La morphologie des spores est similaire à celle qui est observée en présence de nématodes (fig. 3, c). Les mensurations conidiennes sont : (9,5)-11-(12,5) × (25)-32-(39) µm. Occasionnellement, des spores à trois cellules sont rencontrées.

2. DISCUSSION

La description de notre champignon correspond parfaitement à celle faite

Source : MNHN, Paris

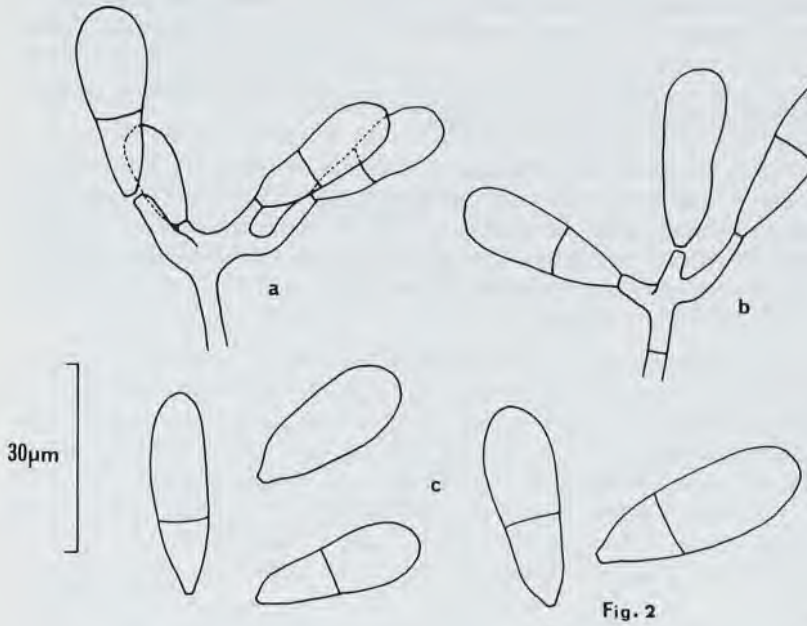


Fig. 2

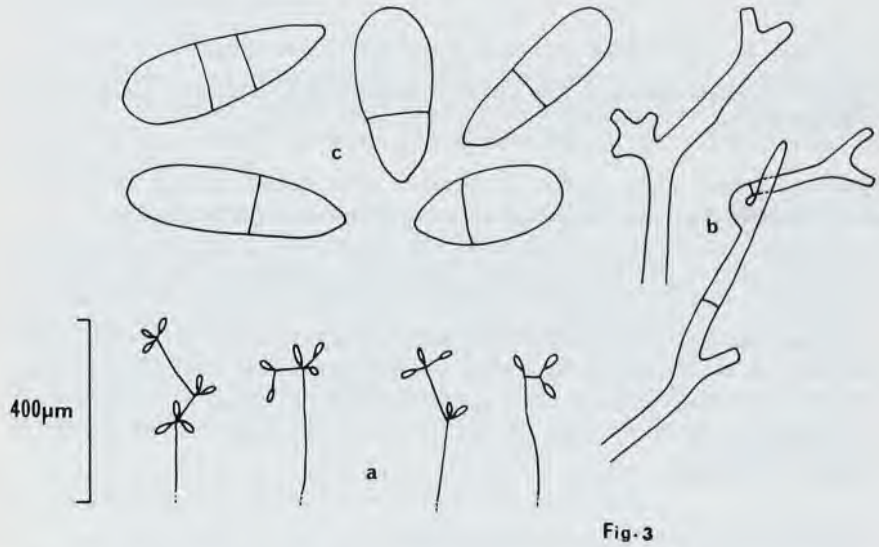


Fig. 3

Fig. 2. — *Candelabrella javanica*. Conidiophores et conidies en milieu contaminé par des nématodes. Fig. 3. — *Candelabrella javanica*. Conidiophores et conidies en culture pure sur gélose de maïs.

Source : MNHN, Paris

par RIFAI et COOKE (1966) d'un hyphomycète isolé de fragments de sol du jardin botanique de Bogor à Java. Quelques différences existent cependant dans la morphologie (présence de spores tricellulaires chez notre souche) et dans la taille des spores (moins larges que celles du type (11,3-13,8 μm). Par ailleurs la croissance répétée du conidiophore après formation du premier capitule de conidies n'est pas signalée dans la diagnose originale.

Nous avons effectué une comparaison de notre souche avec l'espèce type fournie par le Centraalbureau voor Schimmelcultures sous le n° 534.63, les conditions de culture étant les mêmes. L'intensité de la sporulation était plus faible chez la souche CBS, fait vraisemblablement lié aux repiquages multiples qu'une souche de mycothèque a inévitablement subis.

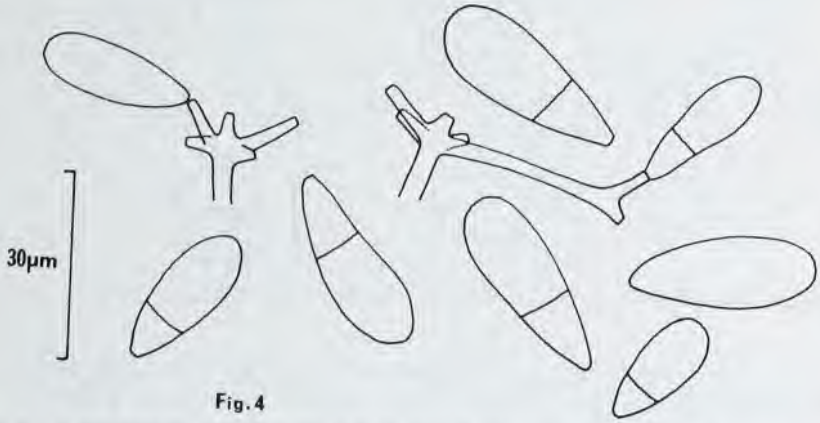


Fig. 4. — *Candelabrella javanica*, CBS 534.63. Conidiophores et conidies en culture pure sur gélose au maïs.

Nous avons noté plusieurs fois la présence d'un second capitule de conidies chez la souche-type, porté latéralement ou au-dessus du premier (fig. 4).

La taille des spores de la souche de collection était très voisine de celle que nous avions trouvée pour notre souche : (9,5)-10,5-(12) × (24)-29-35 μm.

En conclusion, mis à part le fait que nous n'avons pas observé de phragmospores chez le type, les divergences que nous avions précédemment mentionnées entre les caractères morphologiques de la souche française et ceux de la souche de Java ont disparu lorsque l'on a fait croître les champignons dans des conditions de culture identiques.

3. NOTES SUR LE GENRE *CANDELABRELLA*

Le genre *Candelabrella*, érigé par RIFAI et COOKE (1966) est caractérisé par des conidiophores se terminant par un système de ramifications formant un candéla-

Source : MNHN, Paris

bre, chaque ramification résultant de la prolifération sous-apicale de l'apex du conidiophore et portant une conidie. La longueur de ces rameaux sporifères, leur forme subcylindrique et leur disposition en candélabre servent à distinguer ce genre du genre *Arthrobotrys*.

BARRON (1968) pense que la séparation de *Candelabrella* d'*Arthrobotrys* n'est pas justifiée : la longueur des pédicules sporifères présentée comme typique du genre ne représente pas à son avis un caractère suffisamment net car il a observé des espèces d'*Arthrobotrys* pouvant en certaines occasions posséder de tels stérigmates allongés. Déjà JAROWAJA (1970) avait fait la nouvelle combinaison *Arthrobotrys javanica* considérant également la longueur des stérigmates comme un caractère insuffisant du point de vue taxonomique, admettant seulement à l'intérieur du genre la présence d'un type morphologique candélabroïde.

Nous avons examiné plus d'une centaine de souches rapportées jusqu'ici au genre *Arthrobotrys*. En dehors d'*A. musiformis* Drechsler, nous n'avons jamais observé de manière constante des pédicules porteurs de conidies longs et larges comme chez *Candelabrella*. Il arrive dans certains cas que, dans un capitule, un stérigmate soit plus long et moins pointu que les autres et évoque en réduction une branche sporifère de *Candelabrella*; cependant, il s'agit toujours d'observations exceptionnelles qui, si elles peuvent être prises en considération pour montrer les affinités entre les deux genres, ne sont pas suffisantes à notre sens pour les réunir.

Tel que défini par RIFAI et COOKE, le genre *Candelabrella* renferme deux espèces : *C. javanica*, l'espèce type, et *C. musiformis* (basionyme : *Arthrobotrys musiformis* Drechsler 1937).

Prenant en considération le fait que la septation des conidies ne semble pas être un critère taxonomique majeur chez les hyphomycètes prédateurs de nématodes, RIFAI (1968) élargit le concept de *Candelabrella* pour inclure des espèces phragmosporées autrefois placées dans le genre *Dactylaria* : *D. thaumasia, D. candida* et *D. haptotyla*.

Cette inclusion ne nous semble pas pouvoir être admise sans réticences. En effet, si l'élargissement du concept de *Candelabrella* a une valeur certaine sous le simple aspect du caractère «septation conidienne», il nous paraît beaucoup plus discutable lorsqu'il fait intervenir la forme des spores. Comme le fait remarquer COOKE (1969 b), les espèces ayant des spores ellipsoïdales et fusiformes comme *D. candida* et *D. haptotyla* de même que *D. thaumasia* qui possède des spores turbinées, peuvent difficilement être placées dans le même genre que *C. javanica* ou *C. musiformis* dont les conidies sont obpiriformes ou obovoïdes.

Avec la description de *C. cylindrospora* COOKE (1969 b), le nombre d'espèces de *Candelabrella* qui peuvent être acceptées est porté à trois :

- *C. javanica* Rifaï et Cooke. *Trans. Br. mycol. Soc.*, 49, 160-162 (1966) = *Arthrobotrys javanica* (Rifaï et Cooke) Jarowaja. *Acta mycol.*, 6, 373 (1970). Isolements : Java (RIFAI et COOKE 1966). France (VIRAT 1977).

Source : MNHN, Paris

- *C. musiformis* (Drechsler) Rifaï et Cooke *Trans. Br. mycol. Soc.*, 49, 163-164 (1966) = *Arthrobotrys musiformis* Drechsler (basionyme) *Mycologia*, 29, 477-482 (1937) = *Trichothecium musiforme* (Drechsler) Soprunov (en tant que *T. musiformis*). Predacious hyphomycetes and their application in the control of pathogenic nematodes, p. 52-54. Askhabad 1958 (Israel Program for scientific translations Jerusalem 1966).

Se distingue de l'espèce précédente par ses spores étroitement obovoïdes, généralement incurvées (d'où le nom spécifique *musiformis* = en forme de banane), la présence de chlamydospores globuleuses, tuberculées et portées sur un court pédoncule, l'existence de pièges constitués d'arceaux collants à quatre cellules.

Isolements : Amérique du Nord (DRECHSLER 1937, ESTEY et OLTHOF 1965), Grande-Bretagne (DUDDINGTON 1950, RIFAI et COOKE 1966); URSS (KONDAKOVA 1960, MEKHTIEVA 1972); Pologne (JAROWAJA 1963); Danemark (SHEPHERD 1955), Java (RIFAI et COOKE 1966); France (VIRAT 1975, non publié).

- *C. cylindrospora* Cooke *Trans. Br. mycol. Soc.*, 53, 477-478 (1969)

Conidies obconiques, en massue ou cylindriques, parfois incurvées et formées de 1 à 4 cellules. Saprophyte.

Isolements : Samoa (COOKE 1969 b).

DUDDINGTONIA FLAGRANS (Dudd.) Cooke dans : Trans. Br. mycol. Soc., 53, 315-318 (1969)

Basionyme : *Trichothecium flagrans* Duddington; *Trans. Br. mycol. Soc.*, 32, 284-287 (1949).

Synonyme : *Arthrobotrys flagrans* (Dudd.) Sidorova, Gorlenko et Nalepina, *Bot. Zh.*, 49, 1598 (1964).

1. DESCRIPTION

Ce champignon est apparu un mois environ après l'ensemencement de débris végétaux en provenance de la surface du sol. Il est mis en évidence par une hécatombe de nématodes piégés par des arceaux collants semblables à ceux précédemment décrits pour *Candelabrella javanica*. De grosses spores rondes, brun-jaunâtres sont formées sur ou dans la gélose et à l'intérieur même des nématodes dont le contenu a été vidé par les hyphes trophiques du champignon. La sporulation tardant à apparaître, de nombreuses larves d'*Haemoncus contortus* (Rudolphi) Cobbold sont données en nourriture au mycélium qui ne produira ses premiers conidiophores que 4 mois après l'ensemencement. La sporulation est très pauvre, fugace et ne nous a pas, de ce fait, offert la possibilité d'une étude complète de la souche en milieu contaminé.

Source : MNHN, Paris

Une culture pure sur milieu CMA est réalisée à partir d'un isolement monospore. La croissance mycélienne est bonne et, dès le 4e jour, des conidiophores apparaissent, porteurs à leur sommet d'un unique bouquet de deux à quatre conidies (fig. 5, a). Ils sont simples dans la plupart des cas, portant parfois une courte ramification à une faible distance au-dessous de l'apex (fig. 5, b). Leur longueur varie de 130 à 320 µm.

Les conidies sont longuement ellipsoïdales, droites ou légèrement arquées avec une extrémité distale très arrondie, et fortement rétrécies à la base. Celle-ci est dépourvue d'apicule et largement tronquée. Elles sont constituées dans leur très grande majorité de deux cellules de taille à peu près semblable. Lorsque l'une des cellules est plus longue que l'autre, c'est le plus souvent la cellule proximale, à l'inverse de ce que l'on observe chez le genre voisin *Arthrobotrys* où une cellule proximale plus longue représente l'exception. Les dimensions des spores didymes sont très variables. Après 8 jours de culture sur CMA à 24°C, elles sont de (8)-12-(15,5) X (26)-41-(65,5) µm (fig. 5, c).

Il nous a été donné en plusieurs occasions d'observer un phénomène qui ne semble pas avoir été rapporté pour d'autres Hyphomycètes didymosporés : certaines conidies se séparent en deux par disjonction au niveau du septum (fig. 5, d).

On retrouve après 6 à 8 jours de croissance les spores jaunâtres déjà observées dans la primo-culture. Elles sont intercalaires, sphériques ou ovales, à paroi épaisse et mesurent jusqu'à 35 µm de diamètre (fig. 5, e). Ces spores qui apparaissent en très grand nombre concentrent en elles toute la substance du mycélium et du système sporifère qui dégénèrent très rapidement. Au bout d'un temps relativement court (quelques jours), elles deviennent les seuls éléments permettant la reconnaissance de l'espèce. Dans les cultures âgées, ces spores se disposent souvent en chaînes de deux à cinq éléments.

2. DISCUSSION

Les caractères morphologiques et physiologiques que nous avons observés correspondent bien avec ceux de la description faite par DUDDINGTON (1949) de l'espèce qu'il nomme *Trichothecium flagrans* : sporulation pauvre; conidies en bouquets terminaux à l'apex de conidiophores dressés, ovoïdes avec une extrémité distale largement arrondie, une extrémité proximale tronquée sans trace d'apicule, divisées en deux cellules de taille à peu près semblable et absolument sessiles; chlamydospores sphériques ou ellipsoïdales très nombreuses avec une paroi épaisse d'environ 2 µm.

Les dimensions des spores sur milieu infesté par les nématodes : 27-37 X 14-16 µm indiquent une conformation un peu différente de celles que nous avons observée, mais les conditions d'études n'étaient pas semblables.

KONDAKOVA (1960) a isolé cette espèce deux fois en 1954 à partir de sol de serre et de fumier. Là encore, les conidiophores sont peu nombreux, portant

Source : MNHN, Paris

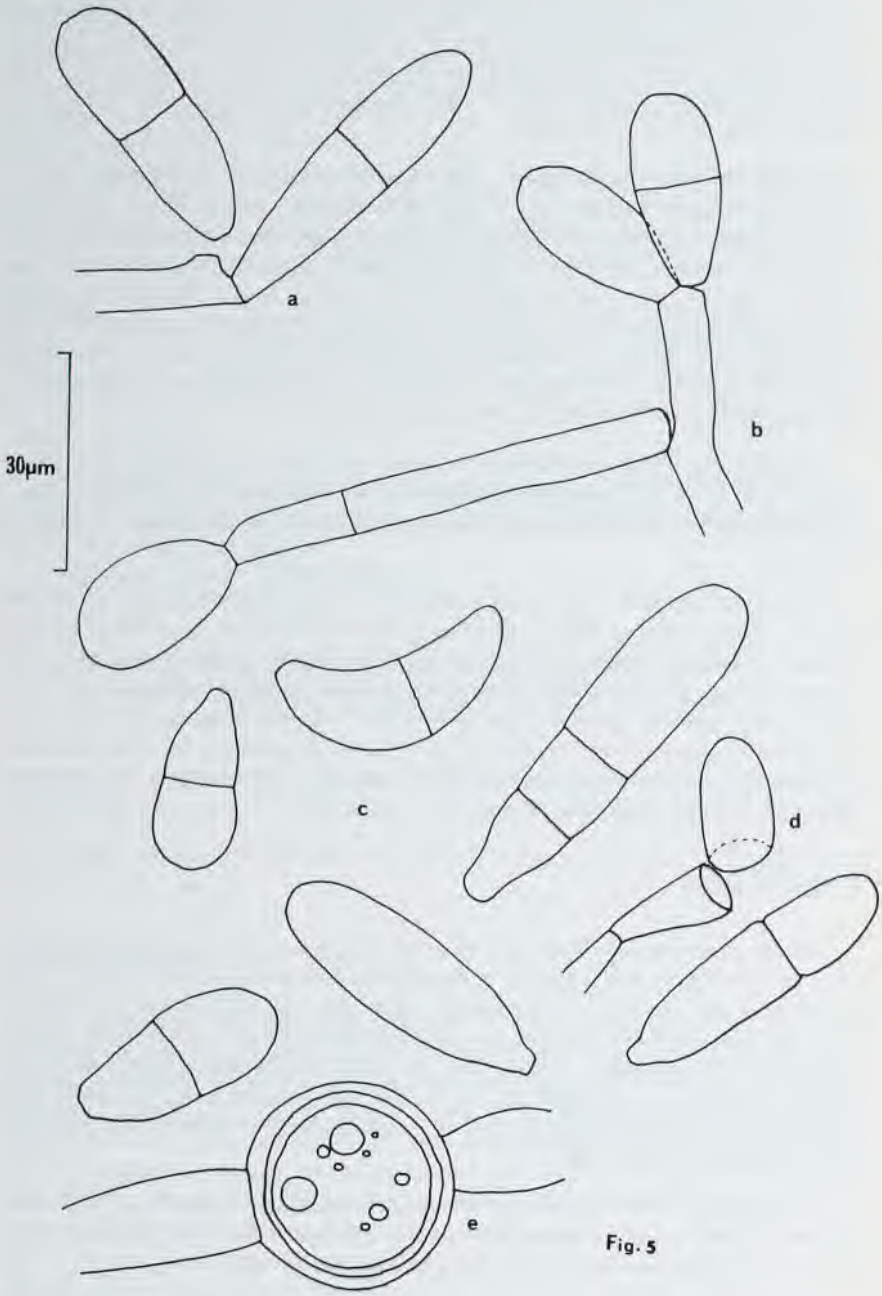


Fig. 5. – *Duddingtonia flagrans*. Conidiophores, conidies, chlamydospore. Culture pure sur gélose au maïs.

Source : MNHN, Paris

jusqu'à 4 conidies à leur extrémité, deux bouquets successifs apparaissant en de rares occasions. Les spores sont décrites comme droites ou légèrement arquées, ellipsoïdes, habituellement bicellulaires mais souvent uni- ou tricellulaires. Leurs dimensions sont variables selon les milieux : (27)-40,8-(54) X (9)-10,8-(13,5) µm sur moût de bière; (42)-51-(60) X (12)-15,6-(18) µm sur agar aux crottes de lapin. Les chlamydospores sont très nombreuses, le plus souvent solitaires mais parfois en chaînes de 4 à 6 éléments; elles sont rondes ou oblongues avec une enveloppe fortement verruqueuse.

COOKE (1969 a) isole du sol dans le Yorkshire un champignon dont la description est identique à celles de DUDDINGTON et de KONDAKOVA et fournit pour les conidies en culture pure sur CMA les dimensions suivantes : 25-50 X 10-15 µm. Les chlamydospores intercalaires sont formées en abondance, sont jaunes, habituellement sphériques et atteignent un diamètre de 30 µm.

Il apparaît, au vu de ces diverses descriptions et des illustrations qui les accompagnent qu'il s'agit dans tous les cas de la même espèce; il existe certes quelques différences dans la taille des spores mais celles-ci n'ont jamais été mesurées dans des conditions identiques. Les verrues ornant les chlamydospores décrites par KONDAKOVA n'ont pas été observées par ailleurs. D'après l'expérience que nous avons de cette espèce, il s'agirait d'un artéfact constitué par de la condensation se disposant en microgouttes à la surface des chlamydospores dont la paroi doit être hydrophobe. Ces «verrues» disparaissent quand les spores se forment dans la gélose où les phénomènes de tension superficielle disparaissent.

3. REMARQUES SUR LE GENRE *DUDDINGTONIA*

Lorsque DUDDINGTON isola son champignon, la morphologie générale de celui-ci et la nature des pièges lui avaient suggéré d'inclure l'espèce dans le genre *Arthrobotrys*; cependant, la forme des conidies et la manière dont elles se formaient à l'extrémité d'un conidiophore dépourvu de stérigmates lui avaient paru plus caractéristique du genre *Trichothecium*. DUDDINGTON décrivait ainsi la conidiogénèse : «Au commencement, une seule conidie apparaît comme un renflement à l'apex du conidiophore, puis elle se penche sur le côté et une deuxième conidie se forme sur le conidiophore en un point situé juste au-dessous de la première. Ce processus se répète plusieurs fois de telle façon qu'un bouquet de 10 conidies ou même plus soit porté sur un conidiophore».

KONDAKOVA, faisant référence au travail de DUDDINGTON conserve le genre *Trichothecium* pour inclure son espèce.

MEKHTIEVA (1964) dans une revue critique des espèces des genres *Trichothecium* et *Arthrobotrys*, propose le transfert de *T. flagrans* dans le genre *Arthrobotrys* : «Ainsi, d'après la présence d'une tête de conidies, *Trichothecium flagrans* Dudd. est plus près d'*Arthrobotrys* que de *Trichothecium*».

Le même année, SIDOROVA et al. apportent une contribution sérieuse à

Source : MNHN, Paris

la systématique des genres *Trichothecium* Link et *Arthrobotrys* Corda; se basant sur les travaux de INGOLD et de MEYER, ils font remarquer que le mode de sporulation chez les Hyphomycètes prédateurs classés jusqu'alors dans le genre *Trichothecium* par DUDDINGTON (1949, 1951) et SOPRUNOV (1958) est très différent de l'espèce-type du genre *T. roseum* et que tous ces champignons ont un type de conidiogénèse qui doit les faire inclure dans le genre *Arthrobotrys*. Ils valident ainsi la proposition de MEKHTIEVA et créent la nouvelle combinaison *Arthrobotrys flagrans* (Dudd.) Sidorova, Gorlenko et Nalepina.

COOKE (1969 a) n'ayant apparemment pas connaissance des travaux de MEKHTIEVA et de SIDOROVA et al. discute à nouveau l'appartenance générique de l'espèce. Considérant que la sporogénèse conduit à la formation d'un capitule de spores groupées en une tête et non d'une grappe de spores en chaîne comme chez *Trichothecium* d'une part, et que d'autre part, le point d'insertion conidienne habituellement aussi large que le conidiophore lui-même l'exclut d'*Arthrobotrys*, il crée le nouveau genre *Duddingtonia* pour inclure cette espèce.

JAROWAJA (1970) dans une revue du genre *Arthrobotrys* ne fait pas état du travail de COOKE et présente l'espèce de DUDDINGTON sous le binome *Arthrobotrys flagrans* (Dudd.) Sidorova, Gorlenko et Nalepina.

La description faite par DUDDINGTON de la sporogénèse de son champignon montre clairement qu'il appartient à la série des sympodulosporés (BARRON 1968) tout comme les espèces du genre *Arthrobotrys*.

La discussion se situe donc au niveau des caractères permettant de différencier *Duddingtonia* Cooke d'*Arthrobotrys* Corda.

Chez *Arthrobotrys*, l'apex du conidiophore est typiquement renflé et porte des denticules petits et nombreux (RIFAI 1968). Le corollaire à la présence de ces denticules est l'existence d'une base acuminée chez les conidies.

Chez *Duddingtonia*, l'apex du conidiophore ne présente pas de tendance au renflement. Seul peut exister un léger élargissement dû à la production successive des spores. Celles-ci sont largement sessiles et offrent de ce fait une extrémité tronquée de leur cellule proximale.

Compte tenu de ces caractères différentiels, il est difficile d'accepter l'inclusion de *Trichothecium flagrans* dans *Arthrobotrys* et la création d'un autre genre pour situer cette espèce apparaît tout à fait raisonnable.

Il n'existe qu'une seule espèce placée dans le genre *Duddingtonia* : *D. flagrans* (Dudd.) Cooke.

Isolements : Grande Bretagne (DUDDINGTON 1949, COOKE 1969 a); URSS (KONDAKOVA 1960); France (VIRAT 1977).

Source : MNHN, Paris

APPENDICE

Références de quelques souches disponibles

Candelabrella javanica Rifaï et Cooke

- IMI 108725 Type de l'espèce (sous le nom *Arthrobotrys javanica* (Rifaï et Cooke) Jarowaja) dans :
  Catalogue of the culture collection of the CMI, 7e édition, 1975.

= CBS 534.63 (Centraalbureau voor schimmelcultures Baarn : list of cultures 1972, 28e édition, sous le nom *A. javanica*).

- CRT 76.055 I.N.R.A. (Centre de Recherches de Tours-Nouzilly 37380 MONNAIE, France).

Candelabrella musiformis (Drechsler) Rifaï et Cooke

- CBS 110.37, sous le nom *A. musiformis*
- CRT 76.044
- NRRL 3787 (Northern Regional Research Center Peoria Illinois 61604, sous le nom *A. musiformis*).

Candelabrella cylindrospora Cooke

- IMI 140015 (Type) = CBS 325.70

Duddingtonia flagrans (Dudd.) Cooke

- IMI 101314 Type de l'espèce

= CBS 565.50

- IMI 138220 Cooke 1969 2NH8
- CRT 76.054

BIBLIOGRAPHIE

BARRON G. L., 1968 – The genera of hyphomycetes from soil . Williams & Wilkins Company. Baltimore.

COOKE R. C., 1969 a – Two nematode-trapping Hyphomycetes, *Duddingtonia flagrans* gen. et comb. nov. and *Monacrosporium mutabilis* sp. nov. *Trans. Br. mycol. Soc.* 53 (2) : 315-319.

COOKE R. C., 1969 b – *Candelabrella cylindrospora* sp. nov. and notes on the taxonomy of nematode-trapping species of *Dactylaria*. *Trans. Br. mycol. Soc.* 53 (3) : 475-478.

DRECHSLER Ch., 1937 – Some Hyphomycetes that prey on free-living terricolous nematodes. *Mycologia* 29 : 447-540.

DUDDINGTON C. L., 1949 – A new predacious species of *Trichothecium*. *Trans. Br. mycol. Soc.* 32 : 284-287.

DUDDINGTON C. L., 1950 – Further records of british predacious fungi I. *Trans. Br. mycol. Soc.* 33 : 209-215.

DUDDINGTON C. L., 1951 – Two new predacious hyphomycetes. *Trans. Br. mycol.*

Source : MNHN, Paris

Soc. 34 : 598-603.

ESTEY R. H., OLTHOF Th. H., 1965 – The occurence of nematophagous fungi in Quebec. *Phytoprotection* 46 (1) : 14-17.

JAROWAJA N., 1963 – (Investigations préliminaires sur les ennemis fongiques naturels des nématodes) (en polonais). *Biul. Instyt. Ochr. Rosl.* 21 : 189-195.

JAROWAJA N., 1970 – (Le genre *Arthrobotrys* Corda) (en polonais). *Acta mycol.* 6 (2) : 337-406.

KONDAKOVA E. I., 1960 – (Espèces de champignons prédateurs de la région de Moscou) (en russe). *Trud. Vses. Inst. Zach. Rast.* 14 : 143-158.

MEKHTIEVA N. A., 1964 – (Revue critique des espèces prédatrices du genre *Trichothecium*) (en russe). *Dokl. Akad. Nauk. Azerb. SSR* 20 (6) : 65-71.

MEKHTIEVA N. A., 1972 – (Principaux résultats et perspectives de l'étude des champignons prédateurs en Azerbaïdjan) (en russe). *Mikol. i Fitopatol.* 6 (6) : 477-482.

RIFAI M. A., 1968 – The hyphomycete genus *Dactylaria* Saccardo. *Reindwartia* 7 : 357-374.

RIFAI M. A., COOKE R. C., 1966 – Studies on some didymosporous genera of nematode-trapping hyphomycetes. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 49 (1) : 147-168.

SHEPHERD A. M., 1955 – Some observations on the distribution and biology of fungi predaceous on nematodes. Ph. D Thesis University of London.

SIDOROVA I. I., GORLENKO M. V., NALEPINA L. N., 1964 – (Sur la systématique des genres *Trichothecium* Link et *Arthrobotrys* Corda) (en russe). *Bot. Zh.* 49 : 1592-1599.

SOPRUNOV F. F., 1958 – Predacious hyphomycetes and their application in the control of pathogenic nematodes. Ashkhabad, 292 p. (Israël program for scientific Translations 1966).

Source : MNHN, Paris

TERMITES ET CHAMPIGNONS *

Voici de l'un de nos maîtres un maître livre. Il est fait d'une étude exhaustive d'un groupe de champignons tout à fait originaux, dont toute l'écologie et la biologie sont liées aux termites. Il y avait là une énigme de première grandeur, et le travail qu'elle proposait était d'abord une détermination et une création exacte des espèces, puis l'examen des lois de leur croissance.

Car il s'agit de champignons paradoxaux, dont le mycélium s'installe sur les débris abandonnés au fond des termitières par les insectes, et qui servent de «meules». Les mycéliums y forment des primordiums sous l'aspect de minuscules boutons ou «mycotêtes», qui bientôt vont s'élancer à travers la paroi épaisse de la termitière, toujours reliées à leur base par un cordonnet, pour finir par étaler à la lumière des carpophores qui évoquent les grandes Lépiotes, et qui peuvent être énormes.

Comment des organismes aussi tendres que des champignons peuvent-ils traverser l'édifice souvent énorme d'une termitière, faite d'un véritable ciment latéritique ? Toutes les observations de l'auteur l'ont amené à considérer qu'ils y arrivent grâce au sommet très compact du chapeau, qu'il appelle un «perforatorium», lequel est de plus animé par un mouvement hélicoïdal, qui lui permet de jouer comme une vrille à l'intérieur de l'obstacle.

Les premiers observateurs de ces «*Termitomyces*» avaient été conduits à l'idée que les termites les cultivaient et des théories anthropomorphiques et romanesques ont été édifiées à ce sujet. L'auteur en fait justice. Il a établi que les mycéliums s'installent tout seuls sur les débris derniers de la digestion du bois par les termites, et que les termites ne semblent n'éprouver qu'un intérêt passager pour ces champignons qu'ils consomment accessoirement. Il s'agit seulement d'une série d'espèces adaptées à un milieu particulier, grâce aux bactéries responsables de la décomposition des meules dont les termites utilisent également le revêtement.

Comme ces caractères sont constants chez toutes les espèces termitophiles, l'auteur a été conduit à élever au rang de genre parfaitement délimité cet ensemble, qui avait été réparti par les anciens auteurs à travers tous les genres possibles, même s'agissant d'une seule espèce. En effet, ces champignons sont extrêmement polymorphes, et l'auteur cite l'exemple assez extraordinaire

* R. HEIM, Boubée, Paris 1977, 190 p.

Source : MNHN, Paris

du même champignon qui, à des états divers de son développement, fut inclus successivement par Berkeley, dans les genres *Lentinus*, *Lepiota*, *Armillaria*, *Collybia*, puis de nouveau dans *Armillaria*, chaque fois affublé d'un nouvel adjectif spécifique.

Il a donc fallu ramener toutes ces formes à leur réalité essentielle, et établir pour cela le genre *Termitomyces*, puis définir à l'intérieur, les stirpes qu'on peut y distinguer, enfin, les espèces considérées comme sûres. Ce travail est le fruit d'études à la fois sur le terrain - l'auteur a eu la chance d'herboriser dans toute l'Afrique et en Inde - et en laboratoire, où ont été comprises des particularités invisibles dans la nature.

La dernière partie de l'ouvrage contient la description et les figures des espèces. Ces descriptions sont si parlantes qu'on a le sentiment qu'on reconnaîtrait tout de suite les exemplaires qu'on rencontrerait si on avait le privilège de se promener sur leurs sites. De là une certaine mélancolie à l'idée que ces champignons magnifiques et étranges ne seront pour nous que des connaissances lointaines, comme ces cousins d'Amérique avec lesquels on correspond fidèlement, et qu'on ne voit jamais.

Ajoutons que l'auteur étudie également les traditions orales qui concernent ces champignons, leurs noms, la classification souvent fort subtile qu'en donnent les gens du pays, les usages qu'ils en font et ce qu'ils en pensent. Ces remarques ethnomycologiques sont très intéressantes et nous font pénétrer dans un monde de pensée que nous appelons primitif, mais qui suppose déjà un pouvoir d'observation et de synthèse bien étonnant.

En somme, un très beau livre, qui instruit et qui fait rêver. Car cette histoire des *Termitomyces* est plus romanesque que tout ce que nous pouvons inventer. C'est le cas où jamais de dire que «la réalité dépasse la fiction».

G. Becker

Source : MNHN, Paris

Commission paritaire n° 58661 22 novembre 1976
Dépôt légal : n° 619 - Novembre 1977 - Imp. Vial, 91410 Dourdan

Source : MNHN, Paris